

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

Christiane Erondina Corrêa

**“Ecologia de populações de *Psychotria nuda*
(Rubiaceae) em Floresta Ombrófila Densa”**

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade
Estadual de Campinas para
obtenção do Título de Doutor em
Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA

Campinas, 20 de janeiro de 2011

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos (Orientador) _____
Assinatura

Prof. Dr. Erich A. Fischer _____
Assinatura

Profa. Dra. Kikyo Yamamoto _____
Assinatura

Prof. Dr. Marcelo Tabarelli _____
Assinatura

Prof. Dr. Marcelo Trindade Nascimento _____
Assinatura

Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly _____
Assinatura

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins _____
Assinatura

Prof. Dr. Sergius Gandolfi _____
Assinatura

Dedico esta tese aos meus pais, Donizete Corrêa e Luzia E. Corrêa, a minha irmã Liliane C. Corrêa e aos meus avôs, Manuel J. Pereira e Erondina Pereira, pelo apoio e por acreditarem sempre em mim.

Ao infinito e além!!! (Buzz Lightyear)

Agradecimentos

Ao Flavio Antonio Maës dos Santos agradeço por ser realmente um professor e orientador. Por transmitir seu conhecimento ao longo desses anos e pela paciência, atenção e dedicação.

A CAPES e ao CNPq pela bolsa de doutorado concedida. A FAPESP (Processo 06/06272-9) e a FAEPEX (PRP/Unicamp - Processo 974/06) pelo auxílio financeiro. Ao Projeto Temático “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (Processo FAPESP 03/12595-7) pelo apoio logístico e suporte junto ao Parque Estadual da Serra do Mar para liberação da utilização das áreas do parque.

A banca e pré-banca, por aceitarem participar da avaliação deste trabalho, pelas sugestões e críticas ao trabalho.

À Raquel Gonçalves, pelo acesso ao laboratório de Ensaaios Não-destrutivos do departamento de Construções Rurais da Faculdade de Engenharia Agrícola/UNICAMP, e ao Alex Júlio Trinca e Chiara Secco pela ajuda nos ensaios.

Ao Sr. Salvador dos Santos, Sr. Oswaldo dos Santos, Joselino da Silva e Manuel Vieira pelo auxílio em campo. A todos os amigos que faziam companhia na pousada... todos do projeto temático citado acima, principalmente o Biota Kids.

Ao Rafael Costa, Maurício Sampaio, Júlia Sfair, Cristina Bauldalf e Maíra Padgurschi pelas dicas e disponibilidade em sanar dúvidas. Aos colegas do laboratório de botânica (onde eu ia atrapalhar o trabalho das pessoas) e da zoologia (onde eu ia roubar um cafezinho). Agradeço a todos sem citar nomes para não esquecer ninguém. Todos vocês foram fundamentais com amizade, uma cervejinha, boa conversa...

Um agradecimento especial as pessoas que agüentaram os principais momentos de mau humor (eles existem!) e que acompanharam toda a gestação dessa tese. Essas pessoas me deram força e mantiveram minha disposição para continuar a nadar... como dizia a Dori... A minha casa de Campo Grande e de Campinas: Família Corrêa, Claudia Bottcher (e a família dela que me adotou nos almoços de domingo), Thais Postali, Christini Caselli, Janaina Cortinoz, Elvis Lira, Paulo Cardoso, Enéas Schramm Jr., Joviniano José.

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
Referências.....	9
Figura.	12
CAPÍTULO 1: Variações de tamanho das formas de crescimento de <i>Psychotria nuda</i> (Rubiaceae) em duas altitudes na Floresta Ombrófila Densa, São Paulo.....	13
Abstract.....	13
Resumo.....	14
Referências.....	28
Tabelas e Figuras	33
CAPÍTULO 2: Padrão espacial de <i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schldtl.) Wawra (Rubiaceae) em gradiente altitudinal na Floresta Ombrófila Densa, São Paulo.....	44
Abstract.....	44
Resumo.....	45
Referências.....	57
Tabelas e figuras.....	62
CAPÍTULO 3: Relação entre classes de diâmetro e crescimento individual de <i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schldtl.) Wawra (Rubiaceae) na Floresta Ombrófila Densa, São Paulo.....	72
Referências.....	76
Tabelas e figuras.....	78
CAPÍTULO 4: Dinâmica populacional de <i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schldtl.) Wawra (Rubiaceae) em duas altitudes na Floresta Ombrófila Densa, São Paulo.....	80
Abstract.....	80
Resumo.....	81
Referências.....	98
Tabelas e figuras.....	105
CONSIDERAÇÕES FINAIS	112

Resumo

Os habitats variam entre si quanto às características abióticas como luminosidade e topografia. A variação altitudinal pode conter essas diferenças e influenciar variações em escala individual e populacional das espécies. O objetivo geral desse trabalho foi descrever as características da espécie em escala do indivíduo, o padrão espacial e a dinâmica populacional de uma espécie arbustiva, *Psychotria nuda*. Adicionalmente, verificar se há variação de algumas dessas características populacionais entre altitudes e dentro de cada altitude, considerando variações da topografia e luminosidade. O estudo foi desenvolvido na Floresta Ombrófila Densa do Parque Estadual da Serra do Mar em diferentes altitudes. Foram identificadas duas formas de crescimento, ereta e prostrada. Indivíduos prostrados podem apresentar crescimento clonal, encontrado em mais de 70% dos casos. O comprimento, o diâmetro, a área de copa e o módulo de elasticidade dos indivíduos eretos foram maiores comparados aos prostrados. Mais de 80% dos indivíduos amostrados ocorreram nas parcelas Terras Baixas (TB). O comprimento foi semelhante entre altitudes, mas o diâmetro e a área da copa foram diferentes. A variação dos indivíduos localizados na Sub-Montana (SM) foi menor comparado aos indivíduos na TB. O padrão espacial diferiu entre as altitudes. Na SM e R a distribuição foi agregada à pequenas distâncias e na TB foi aleatória. Para todas as áreas não houve variação temporal do padrão espacial. Mesmo avaliando a distribuição dos indivíduos por tamanho ou forma de crescimento, as variações influenciadas pela altitude foram preponderantes. Não houve correlação da topografia e luminosidade com a distribuição da densidade dos indivíduos. O crescimento individual dos indivíduos de *Psychotria nuda* variou pouco ao longo do tempo e entre altitudes. Não houve variação da taxa de crescimento diamétrico com as classes de diâmetro dos indivíduos. As variáveis abióticas medidas não estavam relacionadas às taxas de crescimento diamétrico. A taxa de crescimento populacional foi positiva, próxima a 1, nas duas altitudes. As taxas de mortalidade e de recrutamento foram muito semelhantes e não variaram temporal ou espacialmente. Indivíduos menores são mais frequentes nas populações estudadas e a probabilidade

de reprodução esteve relacionada ao tamanho do indivíduo. Houve diferença entre altitudes quanto a proporção de indivíduos reprodutivos na população. A maioria dos indivíduos permaneceu na classe de diâmetro inicial. Houve regressão em até duas classes de diâmetro que podem significar a diminuição de tamanho ou fragmentação de rametas. Houve pouco ingresso por reprodução sexuada. A maior parte dos recrutas foi originada por propagação vegetativa. As duas altitudes diferiram quanto as contribuições para as diferenças encontradas no λ_a , indicando que diferentes transições são importantes em cada hábitat. Algumas características populacionais estudadas variaram mais fortemente com a altitude em comparação a outros. As diferenças destacam que as populações das duas altitudes mantiveram estabilidade, entretanto a partir de estratégias diferentes. Na altitude maior os indivíduos foram maiores e apenas indivíduos grandes foram reprodutivos. Na altitude menor os indivíduos iniciam a reprodução com tamanho menor e ocorre maior entrada de indivíduos por propagação vegetativa.

Palavras-chave: Floresta Ombrófila Densa Atlântica, forma de crescimento, modelo matricial, padrão espacial, população de planta.

Abstract

Title: Population Ecology of *Psychotria nuda*, (Cham. & Schlttdl.) Wawra (Rubiaceae) in Dense-Ombrophylous Forest

The habitats may differ among themselves by abiotic traits like light and slope. The altitudinal variation may include these differences and influence changes in species on both individual and populational scales. The goals of this work were to describe individual traits, spatial pattern and population dynamic of shrub *Psychotria nuda*. Besides verify if there were variations of these population traits between altitudes and in each altitude considering slope and canopy openness variations. We developed this work in Dense-Ombrophylous Forest of Serra do Mar State Park in distinct altitudes. Two growth forms were recognized, erect and prostrate. The prostrate growth form includes the plants derived from clonal growth which is present in more than 70% of recorded individuals. The length, DBH, crown area and elastic modulus of erect growth form were higher than the prostrate one. More than 80% of the individuals occurred in the TB. The length was similar between altitudes, but the DBH and crown area were different. Plants variations were smaller in SM plots than in TB. The spatial pattern was different between altitudes. In SM and R the distribution were aggregate to small distances and in TB was random. There was no variation for all plots over time. Even evaluated the individuals distribution by size or growth form, the variations was mainly influenced by altitude. There was no correlation of slope and canopy openness with individuals' density distribution. The individual growth of *Psychotria nuda* varies little over time and between altitudes. The diameter growth rate did not vary with individual's diameter class. The abiotic traits were not related with diameter growth rate. Growth rate was positive and equals to one in both altitudes. Mortality and recruitment were similar and did not vary in time and space. The smaller diameter classes were the most frequent ones and the reproduction probability was related with plant size. We also found differences in altitude on proportion of reproductive plants. Most plants remained in the original diameter class. There was regression of up to two diameter classes that may mean size reduction or ramets fragmentation. There was a little input of recruits

from sexual reproduction. Almost all recruits came from vegetative propagation. The contributions to variability in λ were different between altitudes due to distinct important transitions in each altitude. Some population traits varied more strongly with altitude than others. The differences highlight that two altitudes populations maintained stability, but from different strategies. At higher altitude, plants were larger than those on lower altitude and just the bigger ones were reproductive. At lower altitude plants start reproduction earlier than in higher altitude and had more input of recruits from vegetative propagation.

Key-words: Atlantic Dense Ombrophylous Forest, growth forms, matrix models, plant population, spatial pattern.

Introdução Geral

Os habitats variam quanto às características abióticas que os compõem, como luminosidade, disponibilidade de água e inclinação do terreno (Clark *et al.* 1998, Svenning 2000, Marques *et al.* 2009). Essas variações ambientais podem estar associadas a localização dos habitats. Ao longo de um gradiente altitudinal ocorre um aumento na radiação, temperatura do ar e umidade relativa do ar (Körner 2007). A ocorrência das espécies pode estar relacionada a variações no gradiente altitudinal, visto a mudança na composição de espécies vegetais em diferentes altitudes (Santos *et al.* 1998, Oliveira-Filho & Fontes 2000, Kinupp & Magnusson 2005). Essas variações quanto às características abióticas ocorrem em escala mais ampla, contudo, não há como assumir que os recursos estão distribuídos de maneira homogênea dentro dos habitats. Para vários recursos utilizados pelas plantas é conhecida uma estruturação espacial na sua distribuição, colocando esses recursos em forma de mosaico nos habitats (Barot *et al.* 1999, Svenning 2000, Itoh *et al.* 2003).

A luminosidade é uma característica abiótica muito utilizada para caracterização dos habitats, pela importância que tem em vários processos ecológicos (Amezquita 1998, Svenning 2000, Enoki & Abe 2004). Em habitats florestais é comum observar alternância entre áreas sombreadas e áreas de clareira, onde a disponibilidade de luz é maior (Nicotra *et al.* 1999, Svenning 2000). Contudo, não é possível considerar uma variável ambiental dissociada das outras, uma vez que essas variáveis estão relacionadas espacialmente. A luminosidade pode estar associada a variações edáficas (Enoki & Abe 2004). Características edáficas, como inclinação e tipo de solo, estão relacionadas também a descrição dos habitats. A distribuição heterogênea dessas variáveis poderia contribuir para o entendimento da ocorrência diferencial das espécies e indivíduos em escala regional e local, respectivamente (Oliveira-Filho *et al.* 1998, Barot *et al.* 1999, Yamada *et al.* 2000, Itoh *et al.* 2003, Kinupp & Magnusson 2005).

Considerando que os habitats podem apresentar diferenças entre si é plausível esperar que, para uma dada espécie, existam habitats preferenciais. Várias espécies ganham destaque nesse sentido, por exemplo, por serem limitadas pela luminosidade ou pela variação em altitude (Kinupp & Magnusson 2005, Poorter *et al.* 2006). Populações de algumas espécies são sensíveis a essas variações dos habitats, respondendo com alterações nas principais taxas vitais que as descrevem (Bellingham & Tanner 2000, Angert 2006). Mudanças nas taxas vitais, como recrutamento e mortalidade, também podem ser notadas quando há preferência em escala local, devido a distribuição heterogênea dos recursos. A preferência de alguns locais dentro dos habitats em relação a outros ocorrerá por esses locais serem mais favoráveis a germinação ou sobrevivência de determinadas espécies (Fowler 1988). Deste modo, além de limitar a sobrevivência, a estruturação dos recursos no espaço também pode limitar o recrutamento.

Inicialmente esse processo depende do tipo de dispersão, que determinará o padrão de distribuição das sementes no espaço (Seider & Potkin 2006). As chances de recrutamento de uma espécie também podem ser reguladas pela probabilidade das sementes alcançarem locais adequados a germinação, bem como a disponibilidade destes microhabitats (Ehrlén & Eriksson 2000). Essa característica de distribuição dos indivíduos em resposta ao mosaico de recursos no espaço pode levar a um padrão espacial agregado, dependendo da escala a ser considerada. A agregação também pode ser favorecida em espécies cuja probabilidade de recrutamento é maior próxima a indivíduos parentais ou em espécies com crescimento vegetativo (Hutchings 1997, Barot *et al.* 1999, Fonseca *et al.* 2004).

No entanto, deve ser considerado que um local adequado para germinação pode não ser adequado para desenvolvimento de outras fases do ciclo de vida (Schupp 1995). O aumento de densidade local ou concentração de indivíduos em microhabitats pode ter um efeito negativo, causando mortalidade em outras fases do desenvolvimento do indivíduo (Condit *et al.* 1994, Schupp 1995, Stoll & Bergius 2005). Além de mudar a taxa de mortalidade, também pode modificar o padrão espacial ao

longo do ciclo de vida da espécie, gerando um padrão aleatório ou regular de distribuição (Fonseca *et al.* 2004).

Variações nas probabilidades de recrutamento e mortalidade podem determinar quais indivíduos irão passar para as próximas fases do desenvolvimento (Schupp 1995). Entender os destinos de cada fase do desenvolvimento, detalhando o tempo de permanência e passagem de um estágio para o outro pode ajudar a entender melhor as respostas populacionais a mudanças ambientais e variações entre habitats, questões muito abordadas em ecologia de populações.

Este trabalho foi dividido em capítulos, que representam os artigos em ordem de publicação, descrevendo aspectos individuais e populacionais de uma espécie de sub-bosque, *Psychotria nuda*, ao longo do gradiente altitudinal (Figura 1). O primeiro capítulo descreve características individuais da espécie e as formas de crescimento encontradas nas populações estudadas e compara as medidas morfométricas e suas relações entre essas formas de crescimento e duas altitudes estudadas. O segundo capítulo trata do padrão espacial da espécie, descrevendo o padrão encontrado em escala local (dentro de cada parcela) e regional (comparando altitudes). Ainda neste capítulo algumas características abióticas foram correlacionadas com a distribuição dos indivíduos. No terceiro capítulo foi realizada avaliação do crescimento individual da espécie para verificar se haviam diferenças em relação ao tamanho e relação com variáveis ambientais. No quarto capítulo foi realizada avaliação da dinâmica populacional da espécie verificando se há variação dessa dinâmica com a altitude.

De posse desses dados, é esperado que *Psychotria nuda* tenha um padrão espacial agregado pela ocorrência de propagação vegetativa na espécie. A ocorrência local dessa espécie deveria estar associada a determinados locais dentro dos habitats (Amezquita 1998, Kinnupp & Magnusson 2005). Espera-se encontrar uma correlação negativa da densidade com a luminosidade, por ser uma espécie de sub-bosque, e/ou com locais de maior inclinação do terreno. Também é esperado que haja variação de principalmente densidade com relação a altitude (Kinnupp & Magnusson 2005). Como não há registro da espécie em altitudes maiores (Lacerda 2001), espera-se que ocorra

uma diminuição da densidade com o aumento da altitude. Em cada altitude é esperado que haja variação interna da densidade, e devido as variações locais dos recursos, a dinâmica populacional seja diferente.

O estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar, nos Núcleo Picinguaba e Santa Virgínia. O Núcleo Picinguaba é localizado em Ubatuba, SP (23° 31' a 23° 34' S e 45° 02' 45° 05' W) e apresenta uma extensão de aproximadamente 8.000 ha, com diversas formações vegetacionais. Algumas delas são a floresta de restinga e as florestas de encosta. A floresta de Restinga ocupa a zona altitudinal de 0 a 50m com relação ao nível do mar. É caracterizada por uma topografia plana e apresenta um solo arenoso classificado como quartzarênico (Alves *et al.* 2010). A Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas inclui áreas localizadas nas altitudes de 50 a 100m e apresentam uma topografia suave. O solo é classificado como cambissolo, como na Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana. Entre 100 e 500m de altitude é possível encontrar florestas com as características da Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana. A partir dessa altitude o terreno passa a ser mais íngreme (Alves *et al.* 2010). A região apresenta clima do tipo Af (segundo Köppen 1948), ou seja, clima tropical chuvoso com chuvas o ano todo. As médias anuais de precipitação e temperatura registradas para o período de 2000 a 2010 estiveram em torno de 2400 mm e 22 °C. Os meses do início do ano (janeiro e fevereiro) são os mais chuvosos e quentes, enquanto que no meio do ano encontram-se os meses mais secos e frios (junho e julho). A umidade relativa do ar mantém-se sempre acima de 85% (Santos *et al.* 1998, San Martin-Gajardo & Morellato 2003, Tarola & Morellato 2000).

O núcleo Santa Virgínia (45°30' a 45°11'W e 23°17' a 23°24'S) localiza-se nos municípios de São Luis do Paraitinga (70%), Cunha (20%) e Ubatuba (10%). Apresenta área total de aproximadamente 4.790 ha. O relevo apresenta fortes declividades, com altitudes entre 850 e 1.100 m. Os solos comumente encontrados são dos tipos Latossolo Vermelho- Amarelo, Cambissolos e solos Litólicos. O clima é tropical temperado sem estação seca, com precipitação média anual de 2.180 mm. As chuvas estão concentradas nos meses de dezembro a fevereiro e os meses mais

secos são os de junho a agosto. As temperaturas não superam os 21 °C. A umidade relativa do ar também é bastante alta em Santa Virgínia (PCD/CPTEC/INPE). A vegetação predominante é representada por Floresta Ombrófila Densa Montana (Tabarelli & Mantovani 1999).

Ao longo do gradiente altitudinal é possível perceber diferenças estruturais na comunidade vegetal. No estudo desenvolvido por Lacerda (2001) as altitudes apresentaram diferenças na riqueza e composição de espécies e famílias. Além disso, há uma baixa similaridade entre as altitudes, principalmente as mais extremas (floresta de restinga e topo do morro). A região intermediária, de 300m de altitude destacou-se pela maior riqueza e diversidade de espécies, além dos indivíduos apresentarem maiores diâmetros e alturas máximas.

Referências bibliográficas

- Alves, L. F.; Vieira, S. A.; Scaranello, M. A.; Camargo, P. B.; Santos, F. A. M.; Joly, C. A. & Martinelli, L. A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260:679-691.
- Amezquita, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a Tropical Understory Shrub. *Biotropica* 30:126-129.
- Angert, A. L. 2006. Demography of central and marginal populations of monkeyflowers (*Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*). *Ecology* 87:2014-2025.
- Barot, S.; Gignoux, J. & Menaut, J. C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80:1987-2005.
- Bellingham, P. J. & Tanner, E. V. J. 2000. The Influence of Topography on Tree Growth, Mortality, and Recruitment in a Tropical Montane Forest. *Biotropica* 32:378-384.

- Clark, D. B.; Clark, D. A. & Read, J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86:101-112.
- Condit, R.; Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1994. Density dependence in two understory tree species in a neotropical Forest. *Ecology* 75:671-680.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81:1667–1674.
- Enoki, T. & Abe, A. 2004. Saplings distribution in relation to topography and canopy openness in an evergreen broad-leaved forest. *Plant Ecology* 173:283-291.
- Fonseca, M. G.; Martini, A. M. Z. & Santos F. A. M. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science* 15:41-48.
- Fowler, N. L. 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69:947-961.
- Hutchings, M. J. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. *In: Plant Ecology* (Crawley M. J.) Blackwell Scientific Publications.
- Itoh, A.; Yamakura, T.; Ohkubo, T.; Kanzaki, M.; Palmiotto, P. A.; LaFrankie, J. V.; Ashton, P. S. & Lee, H. S. 2003. Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research* 18:307–320.
- Kinupp, V. F. & Magnusson, W. E. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21:363–374.
- Körner, C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.

- Lacerda, M. S. 2001. Composição Florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Tese de Doutorado. UNICAMP. 136p.
- Marques, M. C. M.; Burslem, D. F. R. P.; Britez, R. M. & Silva, S. M. 2009. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. *Plant Ecology and Diversity* 2:57-64
- Nicotra, A. B.; Chazdon, R. B. & Iriarte, S. V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908-1926.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32:793–810.
- Oliveira-Filho, A. T. Curi, N.; Vilela, E. A & Carvalho, D. A. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on distribution of woody species in a central brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Poorter, L.; Bongers, L. & Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87:1289–1301.
- Santos, F.A.M.; Pedroni, F.; Alves, L. F. & Sanchez, M. 1998. Structure and dynamics of tree species of the Atlantic forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 70:873-880.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-Seedling Conflicts, Habitat Choice, and Patterns of Plant Recruitment. *American Journal of Botany* 82:399-409.
- Seider, T. G. & Potkin, J. B. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology* 4:2132-2137
- Stoll, P. & Bergius, E. 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* 93:395-403.
- Svenning, J. C. 2000. Small Canopy Gaps Influence Plant Distributions in the Rain Forest Understory. *Biotropica* 32:252-261.

Taylor, C. 2010. *Psychotria* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB014201>).

Yamada, T.; Itoh, A. Kanzaki, M. Yamakura, T. Suzuki, E. & Ashton, P. S. 2000. Local and geographical distributions for a tropical tree genus, *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far East. *Plant Ecology* 148: 23–30.

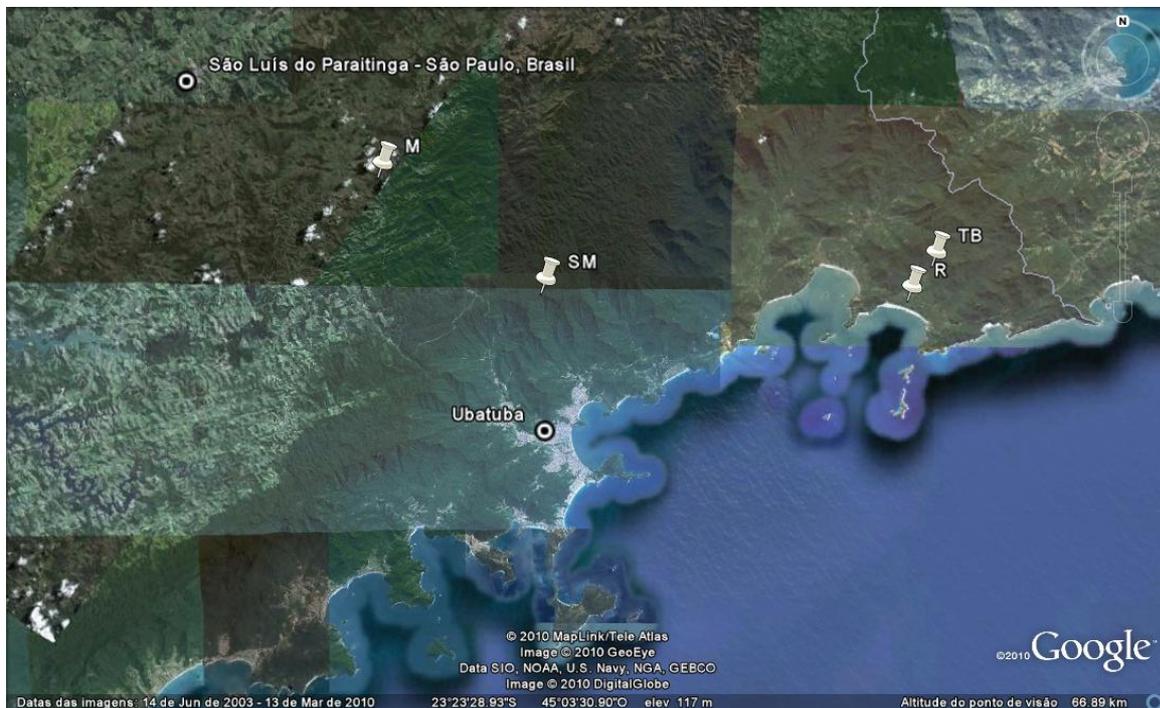


Figura 1. Localização das áreas onde foram estabelecidas as parcelas para desenvolvimento do estudo com *Psychotria nuda*. As parcelas localizadas nas Florestas de Restinga (R), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB) e Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana (SM) estão localizadas no Núcleo Picinguaba. No Núcleo Santa Virgínia foi estabelecida a parcela na Floresta Ombrófila Densa Montana.

Capítulo 1

Variações de tamanho das formas de crescimento de *Psychotria nuda* (Rubiaceae) em duas altitudes na Floresta Ombrófila Densa, São Paulo.

Christiane E. Corrêa¹, Raquel Gonçalves² & Flavio A. M. dos Santos³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brasil, correa.ce@gmail.com

² Departamento de Construções Rurais, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brasil

³ Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brasil, fsantos@unicamp.br

Abstract

The shape and size of the individuals inform us about plants strategies on investment of supporting and capturing light structures. Due to environmental traits and the variation on resource availability, different growth forms may be found in the same species. The frequency of these growth forms could vary with environmental traits as those found in altitudinal gradient. The goals of this work were (1) to describe growth forms of *Psychotria nuda* and (2) to compare the individuals' traits with distinct growth forms between different altitudes. We use 0.5 ha-sampling plots at four altitudes (TB1 - 50m, TB2 - 81m, SM1 - 343m, SM2 - 379m). In each plot we measured all individuals measured for length, diameter at base height (DBH) and crown area. Also we did a sample to obtain the values of wood density and elastic modulus. We identified and defined growth form by the stem position in relation to the ground and the amount of root in the plant. Two growth forms were recognized, erect and prostrate. The prostrate growth form includes the individuals derived from clonal growth which is present in some *Psychotria* species and in more than 70% of recorded individuals. These plants may or may not change growth form during ontogeny. The length, DBH, crown area and elastic modulus of erect growth form were higher than the prostrate one. More than 80% of the individuals occurred in the TB. The length was similar between TB

plots, but the DBH and crown area were different between the two plots. Plants variation was smaller in SM plots than in TB and the individuals also had higher values of diameter considering a given length than in TB. The length was related to individuals crown area, as well as the DBH. *Psychotria nuda* showed an increase of size with altitude, an opposite feature to that found for other species.

Resumo

A forma e o tamanho dos indivíduos nos informam sobre a estratégia das plantas no investimento em estruturas de suporte e em estruturas de captação de luz. Devido a variação na disponibilidade de recursos e nas características dos ambientes, podem ser encontradas diferentes formas de crescimento em uma mesma espécie. A frequência dessas formas de crescimento pode variar com as características ambientais, como as encontradas em decorrência das variações altitudinais. Os objetivos deste trabalho foram (1) descrever as formas de crescimento existentes em *Psychotria nuda* e (2) comparar as características dos indivíduos das diferentes formas de crescimento e entre altitudes. Foram utilizadas quatro parcelas de 0,5 ha em diferentes altitudes (TB1 - 50m, TB2 - 81m, SM1 - 343m, SM2 - 379m). Todos os indivíduos foram medidos quanto ao comprimento, diâmetro a altura do solo e área da copa. Foi realizada uma amostragem para obtenção dos valores de densidade da madeira e módulo de elasticidade. As formas de crescimento foram identificadas e determinadas pela a posição do caule principal em relação ao chão e a quantidade de pontos enraizados no indivíduo. Foram identificadas duas formas de crescimento, ereta e prostrada. Na forma de crescimento prostrada incluem-se indivíduos provenientes de crescimento clonal, presente em algumas espécies do gênero *Psychotria*, e encontrado em mais de 70% dos indivíduos marcados. Os indivíduos podem ou não mudar de tipo de crescimento ao longo da ontogenia. O comprimento, o DAS, a área de copa e o módulo de elasticidade dos indivíduos eretos foram maiores do que dos prostrados. Mais de 80% dos indivíduos amostrados ocorreram nas parcelas TB. O comprimento foi semelhante entre parcelas TB, mas o DAS e a área

da copa foram diferentes nas duas parcelas. A variação dos indivíduos localizados na SM é menor e também apresentam maiores valores de diâmetro considerando um dado comprimento, comparado aos indivíduos na TB. O comprimento esteve relacionado à área da copa dos indivíduos, bem como ao DAS. *Psychotria nuda* apresenta um aumento do tamanho com a altitude, característica oposta ao encontrado para outras espécies.

Introdução

Há grande diversidade de estratégias de crescimento encontradas nas plantas, em geral como resposta a variação na disponibilidade dos recursos disponíveis (King 1996). As diferenças entre as estratégias utilizadas por uma espécie podem ser percebidas pelas mudanças em características individuais ligadas ao tamanho e forma dos indivíduos, favorecendo a melhor utilização dos recursos disponíveis (van Gelder *et al.* 2006, Poorter *et al.* 2006).

As variações ambientais relacionadas à altitude estão dentre as características ambientais que podem ter influência nas características estruturais dos indivíduos (Coomes & Allen 2007, Swenson & Enquist 2007). As variações altitudinais estão associadas a mudanças na pressão atmosférica, na temperatura e na umidade do ar (Körner 2007). Em resposta a essas mudanças, pode-se esperar em maiores altitudes indivíduos menores com relação ao tamanho (Grant & Hunter 1962, Coomes & Allen 2007, Swenson & Enquist 2007, Alexander *et al.* 2009, Xiang *et al.* 2009). Ainda, poderia haver também uma inversão no investimento proporcional entre parte aérea e parte subterrânea com aumento da altitude. A diminuição do tamanho ou biomassa aérea com aumento de altitude poderia estar associado a maior limitação na disponibilidade de água e nutrientes (Tanner *et al.* 1998).

Plantas eretas de qualquer porte lidam com a mudança no investimento em determinadas partes em resposta às variações ambientais, mas também se devem investir tanto em área fotossinteticamente ativa quanto em biomassa para sustentação

dos ramos e folhas. Dessa forma, o crescimento também pode ser limitado pela capacidade de suporte do seu próprio peso para manter caule e os ramos na posição ereta (King 1996). Tendo isso em vista, deve haver uma limitação ao crescimento em altura (H) e diâmetro (D), considerando aspectos relacionados à rigidez da madeira como módulo de elasticidade e a densidade da madeira (Niklas 1994a). Alguns modelos foram propostos com o intuito de prever o design mecânico mínimo para manter os indivíduos eretos. Dentre os modelos existentes encontra-se o de similaridade elástica (McMahon 1973). Este modelo sugere que os troncos são colunas e o aumento em altura é proporcional ao aumento de 2/3 do diâmetro ($H \propto D^{2/3}$). A partir desse modelo é possível calcular o limite crítico de tombamento, o qual determina qual seria o tamanho crítico que a planta poderia atingir, onde ainda não ocorreria um tombamento por falha mecânica.

Entretanto, nem sempre os indivíduos mantêm crescimento ereto. Algumas espécies têm o desenvolvimento paralelo ao solo, permanecendo prostradas. O crescimento na posição prostrada envolve mudanças nas características morfométricas dos indivíduos, uma vez que o peso a ser sustentado e as forças externas atuando são diferentes (Liu *et al.* 2007). Algumas espécies cujo desenvolvimento ocorre nesta posição também podem apresentar propagação vegetativa (Stuefer *et al.* 1996, Gavin & Peart 1999, Matlaga & Horvitz 2009). A propagação vegetativa pode ocorrer, entre outras maneiras, pela fragmentação de partes da planta (Price & Marshall 1999). A produção de rametas pode caracterizar exploração do ambiente, melhorando a captação de determinados recursos onde estes estão disponíveis (de Kroon & Hutchings 1995, Price & Marshall 1999).

Em espécies com o desenvolvimento prostrado, caso haja propagação vegetativa, outras mudanças podem ser esperadas. Para algumas espécies, é favorável a manutenção dos rametas conectados em habitats heterogêneos, porque a sobrevivência dos rametas, a produção de folhas e a proporção de rametas produzidos podem aumentar (Stuefer *et al.* 1996, Hutchings 1997, Price & Marshall 1999, Matlaga & Sternberg 2009). Em outras espécies, a conexão entre planta parental e os rametas pode ser temporária e a perda dessa conexão interfere pouco

na sobrevivência do rameta depois do estabelecimento dele (Matlaga & Sternberg 2009). Com maior fragmentação dos indivíduos, haveria uma redução no tamanho, e maior distribuição de rametas no espaço.

As duas formas de crescimento podem ser encontradas em uma mesma espécie, onde ocorre na mesma população, indivíduos eretos e prostrados (Grant & Hunter 1962, Gavin & Peart 1999, Matlaga & Horvitz 2009). Em espécies com essas duas formas de crescimento poderiam ser encontradas diferenças nas características individuais, como o tamanho (Matlaga & Horvitz 2009) e, conseqüentemente, podem aumentar a amplitude de locais de ocorrência da espécie (Gavin & Peart 1999, Matlaga & Horvitz 2009). Uma espécie com estratégias mistas poderia ocupar tanto ambientes abertos quanto fechados, variando a proporção de cada forma de crescimento nos diferentes ambientes (Gavin & Peart 1999, Matlaga & Horvitz 2009).

Psychotria nuda (Cham. & Schltdl.) Wawra é uma espécie que apresenta estratégias mistas de crescimento e é bem representada na Floresta Ombrófila Densa Atlântica (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004). Este trabalho teve dois objetivos principais. Primeiramente, descrever as formas de crescimento existentes para a espécie de *Psychotria nuda*. A partir dessa descrição as medidas morfométricas e suas relações foram comparadas entre as formas de crescimento. Uma vez que existem formas de crescimento distintas nas populações estudadas espera-se que indivíduos eretos tenham maior rigidez e maior diâmetro pelo indivíduo precisar manter-se nesta posição e sustentar maior peso, minimizando os riscos de falha mecânica (Niklas 1994a), comparado a forma de crescimento prostrada.

Como a espécie *P. nuda* pode ser encontrada em diversas altitudes na Floresta Ombrófila Densa Atlântica (Lacerda 2001), o segundo objetivo foi comparar as medidas morfométricas e suas relações entre as duas altitudes. Espera-se que as medidas morfométricas avaliadas neste estudo diminuam com o aumento da altitude, como previsto pela literatura. As relações entre diâmetro e altura também devem ser diferentes.

Material e Métodos

Área de estudo

O Parque Estadual da Serra do Mar tem 315 mil ha de extensão, desde o limite entre São Paulo e Rio de Janeiro até o município de Itariri (São Paulo). O estudo foi desenvolvido no Núcleo Picinguaba (Ubatuba) (23° 31' a 23° 34' S e 45° 02' a 45° 05' W). A região de Ubatuba apresenta clima tropical chuvoso (tipo Af segundo o sistema de Köppen 1948). A pluviosidade é variável ao longo do ano, com chuvas acentuadas nos meses de dezembro (245 mm) e janeiro (267 mm) e diminuição da quantidade de chuvas nos meses de junho (73 mm) e julho (63 mm) (CIIAGRO 2003). A pluviosidade total anual ultrapassa 2100 mm. As temperaturas oscilam entre 19 °C e 27 °C ao longo do ano (CIIAGRO 2003). A umidade relativa do ar é alta, superando 85%.

O Núcleo Picinguaba apresenta diversas formações vegetacionais, sendo as formações estudadas neste trabalho a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana. A Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas inclui áreas localizadas nas altitudes de 50 a 100m e apresentam uma topografia suave (Alves *et al.* 2010). O solo é classificado como cambissolo, como na Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana. Entre 100 e 500m de altitude é possível encontrar florestas com as características da Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana. A partir dessa altitude o terreno passa a ser mais íngreme (Alves *et al.* 2010).

Foram estabelecidas duas parcelas de 0,5 ha, cada parcela com 50 sub-parcelas de 10 X 10m, na Floresta Ombrófila Densa Submontana (parcelas SM1 - 350m de altitude e SM2 - 375m de altitude) e na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (parcelas TB1 - 46m de altitude e TB2 - 73m de altitude), chamadas a partir deste momento de SM e TB respectivamente. Os indivíduos abaixo de 1cm de diâmetro na altura da base foram sub-amostrados na parcela utilizando 0,25 ha (50x50).

Espécie estudada

Psychotria tem ampla distribuição nos trópicos, sendo freqüentemente

encontrado em áreas de Floresta Ombrófila Densa (Joly 1979, Woodson *et al.* 1980, Sanchez *et al.* 1999, San Martin-Gajardo & Morellato 2003). Apresenta inflorescência terminal com flores pequenas e heterostílicas e frutos carnosos (Woodson *et al.* 1980).

Para este estudo foi selecionada a espécie *Psychotria nuda*, comum na região sul e sudeste do Brasil (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004, Pereira *et al.* 2006, Taylor 2010). Ocorre em diversas altitudes na Floresta Ombrófila Densa Atlântica, exceto altitudes acima de 1000 m (Lacerda 2001). É uma espécie arbustiva, heterostílica e autoincompatível (Castro & Araújo 2004, Pereira *et al.* 2006). As flores são polinizadas por beija-flores e os frutos são carnosos e dispersos por aves (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004). Apresenta período de crescimento (emissão foliar) entre novembro e maio, floração entre março e junho, ocorrendo freqüentemente de forma agregada (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004).

Coleta de dados

Todos os indivíduos, acima de 0.15 cm de diâmetro a altura do solo, foram marcados e medidos em 2006 (t_0), 2007 (t_1) e 2008 (t_2). Na amostragem inicial (t_0), foram identificadas diferentes formas de crescimento. Estas formas de crescimento foram descritas em t_1 e t_2 . Para essa descrição foram consideradas a posição do caule principal em relação ao solo da floresta e a quantidade de pontos enraizados no indivíduo.

As medidas obtidas foram o comprimento, diâmetro na altura do solo (DAS) e diâmetro maior e menor da copa. O comprimento foi medido desde a base do indivíduo até o meristema apical com trena. Indivíduos com mais de três metros tiveram a altura medida com haste graduada. O DAS foi medido à altura do solo com paquímetro. Pela ocorrência de propagação vegetativa na espécie foi determinado o diâmetro principal como sendo o maior diâmetro entre todos os pontos de enraizamento. Apenas um diâmetro foi medido por indivíduo.

A área da copa foi calculada com base nas medidas do diâmetro maior e menor da copa obtidas em t_0 e t_1 . Quando as copas de um mesmo indivíduo apresentavam mais de 30 cm de distância foram tomadas medidas separadas. As duas áreas de copa pertencentes ao mesmo indivíduo foram calculadas e posteriormente somadas.

Foi considerado que a área da copa corresponderia a forma de uma elipse, sendo obtida a partir da seguinte fórmula:

$$A = (dM/2 \times dm/2) \times \pi$$

onde, A = área da copa, dM = diâmetro maior da copa e dm = diâmetro menor da copa.

Para caracterização estrutural dos indivíduos, alguns indivíduos foram coletados para a obtenção dos valores de densidade da madeira e do módulo de elasticidade para a espécie em ensaios realizados no ano de 2009. Para isso foram coletados 230 corpos-de-prova nas duas áreas amostradas (SM2 = 14, TB1 = 104, TB2 = 101). O número de corpos-de-prova foi mais baixo na SM devido à baixa densidade de indivíduos nessa altitude. Próximo a parcela SM1 nenhum indivíduo foi encontrado para realização da coleta, e como não haveria número suficiente para realizar os ensaios na parcela SM1, nenhum indivíduo foi coletado. Os indivíduos foram medidos quanto ao comprimento, DAS e classificados nas formas de crescimento descritas. Para obtenção do corpo-de-prova, a base do indivíduo foi cortada. Dessa forma, os tamanhos dos corpos-de-prova variaram entre 10 e 20 cm de comprimento (SM2 = 12,5±3,4 cm; TB1 = 11,3±1,6 cm; TB2 = 18,2±6,4 cm).

Cada corpo-de-prova foi pesado e medido quanto ao comprimento e o diâmetro para cálculos da densidade da madeira e do módulo de elasticidade frescos. O módulo de elasticidade é uma das medidas da propriedade da madeira que indica a quantidade de deflexão da madeira sob uma determinada força (veja van Gelder *et al.* 2006). A densidade da madeira (ρ_{sat}) foi calculada com base na divisão entre o peso dos corpos-de-prova e o volume. Para obtenção do módulo de elasticidade (MOE) foram realizados ensaios de ultrassom com o equipamento da Panametrics com transdutores de onda longitudinal e faces planas. Os transdutores foram posicionados na extremidade de cada corpo-de-prova. Em cada ensaio de ultrassom foi obtido o tempo de propagação da onda longitudinal e, com o comprimento do corpo-de-prova, foi calculada a velocidade de propagação (V). Para o cálculo do módulo de elasticidade foi utilizada a seguinte fórmula:

$$\text{MOE} = \rho_{\text{sat}} / V^2$$

As comparações entre altitudes e entre as formas de crescimento foram realizadas por meio de diferenças absolutas das medianas, comparadas com uma distribuição esperada ao acaso dessas diferenças, construída a partir de 1000 aleatorizações (Monte Carlo) (Manly 1996) com a função “sample” utilizando o programa R (<http://www.r-project.org>).

Foram obtidas relações do comprimento com o diâmetro à altura do solo e da área da copa (raiz quadrada) com o comprimento e com o DAS. As relações foram descritas através do ajuste a linhas de regressão modelo II (Regressão do maior eixo padronizado – “SMA”) com a função lmodel2 (Legendre 2008) do programa R. Todas as variáveis foram transformadas utilizando logaritmo na base 10.

As linhas de regressão foram testadas quanto à significância utilizando uma análise de variância. O ajuste das linhas, o coeficiente alométrico (inclinação) e a constante alométrica (intercepto) e seus intervalos de confiança foram obtidos e foram feitas comparações entre as linhas de regressão.

Para cálculo do diâmetro mínimo de tombamento foi utilizada uma derivação da fórmula para o cálculo da altura crítica de tombamento. Esse cálculo baseia-se na previsão sugerida por McMahon (1973) seguindo o modelo de similaridade elástica. Segundo esse modelo a altura crítica é calculada pela seguinte fórmula:

$$H = C (\text{MOE}/\rho)^{1/3} D^{2/3}$$

onde, H = altura crítica de tombamento, C = constante de proporcionalidade, MOE = módulo de elasticidade, ρ = densidade da madeira e D = diâmetro.

A fórmula resultante da derivação para o cálculo do diâmetro mínimo (Sposito & Santos 2001) é:

$$D = (1/C (\text{MOE}/\rho)^{1/3})^{3/2} H^{3/2}$$

Para o cálculo dos limites teóricos de tombamento, McMahon (1973) sugeriu

que a relação das medidas de MOE e ρ são constantes para madeira de dicotiledôneas, ou seja, seriam semelhantes entre as espécies. Entretanto, os valores de MOE e ρ podem variar com a forma de vida das espécies e com as características ambientais (van Gelder *et al.* 2006). Como os valores de MOE e ρ foram medidos para *Psychotria nuda*, foi calculado o valor médio dessas variáveis e aplicada na fórmula do diâmetro mínimo de tombamento.

Para comparação com os modelos também foi feita uma correção no diâmetro a fim de corrigir a variação imposta pelas medidas de densidade e MOE de cada indivíduo da seguinte maneira:

$$D = H/(MOE/\rho)^{1/3}$$

A relação entre diâmetro e altura foi expressa graficamente junto com os limites de tombamento teóricos calculados. Todos os valores foram transformados em logaritmo na base dez.

O fator de segurança (FS) foi calculado através da divisão do diâmetro real pelo diâmetro teórico mínimo de tombamento. Caso os valores do fator de segurança sejam menores que 1, a planta irá deformar uma vez que não pode suportar seu próprio peso. Valores maiores que 1 indicam que a planta é capaz de manter uma sustentação maior do que a imposta pelo próprio peso, suportando a ação de fatores externos, por exemplo vento (Niklas 1994b).

Resultados

Foram identificadas duas formas de crescimento (Figura 1). Indivíduos eretos (E) têm crescimento vertical ou um pouco inclinados em relação ao solo, em direção ao dossel (Figura 2). Neste tipo de crescimento novos indivíduos podem ser gerados pela quebra de ramos da copa ou pelo tombamento do indivíduo. Indivíduos prostrados (P) têm crescimento rente ao solo e pode apresentar um ou mais pontos de enraizamento, caracterizando o crescimento clonal (Figura 2). Caso o indivíduo apresente apenas um ponto de enraizamento, com a fragmentação do indivíduo,

ocorre apenas a redução no tamanho do indivíduo. Com a presença de mais de um ponto de enraizamento é possível que, com a fragmentação do indivíduo, rametas independentes sejam gerados na população e podem se tornar indivíduos de qualquer uma das duas formas de crescimento descritas acima. Dessa forma, novos indivíduos podem ser gerados pela quebra de ramos da copa ou de rametas do indivíduo. Recrutas prostrados com diâmetro pequeno (menor que 0,5cm) entram na população apenas por propagação vegetativa.

Foram amostrados 2726 indivíduos em t_1 (E = 797; P = 1929) e 2849 em t_2 (E = 724; P = 2125). A forma de crescimento prostrada foi encontrada em mais de 70% dos indivíduos marcados. Houve mudança na forma de crescimento no tempo. Em torno de 36% dos indivíduos eretos mudaram para a forma de crescimento prostrada e 57% dos indivíduos permanecem na forma de crescimento ereta. A mudança de forma de crescimento nos indivíduos prostrados é menor, cerca de 9%, com 79% dos indivíduos permanecendo na mesma forma de crescimento. Este tipo de crescimento foi proporcionalmente mais freqüente em indivíduos localizados na TB, comparado a SM (Figura 3). O recrutamento nas duas áreas foi semelhante (em torno de 12%). Entretanto, a freqüência de recrutas clonais foi maior na TB (77%) comparado a SM (68%).

O comprimento e o DAS dos indivíduos eretos foram maiores comparado aos prostrados (Tabela 1), havendo pouca variação entre os anos amostrados (Tabela 1). A área de copa e o módulo de elasticidade também foram maiores nos indivíduos eretos (Tabela 1). Apenas a densidade da madeira não diferiu entre formas de crescimento (Tabela 1).

A relação entre o comprimento e o DAS obtida para as duas formas de crescimento foi significativa (Figura 4). A constante alométrica difere entre as formas de crescimento (Figura 5), sendo maior para os indivíduos eretos que para os indivíduos prostrados. Os indivíduos eretos também são menos variáveis (Figura 5).

Mais de 80% dos indivíduos amostrados ocorreram na TB ($t_0 = 88,8\%$; $t_1 = 88,8\%$; $t_2 = 88,5\%$). A maioria dos indivíduos teve comprimento em t_0 de até 0,74 m (mediana $t_1 = 0,70$ m; $t_2 = 0,73$ m). O comprimento foi semelhante entre áreas, exceto em t_1 , onde o comprimento foi maior nas parcelas da TB. O DAS e a área da copa dos

indivíduos diferiu entre as duas áreas (Tabela 2). Tanto o diâmetro quanto a área da copa foram maiores nos indivíduos na SM (Tabela 2).

O comprimento esteve relacionado ao DAS dos indivíduos nas altitudes estudadas. Todas as linhas de regressão foram significativas com ajuste (r^2) superior a 70% (Figura 6). O ajuste da relação entre o comprimento e o DAS foi maior nos indivíduos localizados na SM do que naqueles na TB (Figuras 7 e 8).

O comprimento esteve relacionado à área da copa dos indivíduos, bem como ao DAS. Todas as linhas de regressão foram significativas (Figura 9). As inclinações diferiram entre altitudes para relações da área da copa com comprimento (Figura 10).

Os diâmetros dos indivíduos de *Psychotria nuda* estão bem acima dos valores de diâmetro mínimo obtido (Figura 11). Embora os valores de MOE e ρ variem, elas podem ser desconsideradas uma vez que não modificaram a relação entre diâmetro e comprimento (Figura 11). Os ajustes da regressão foram superiores a 80%. Os indivíduos de *Psychotria nuda* estão livres de tombamento por falha mecânica ($FS > 1$). O fator de segurança muda de acordo com o tamanho dos indivíduos. Indivíduos maiores em altura estão mais próximos do diâmetro mínimo de tombamento, comparado aos indivíduos menores.

Discussão

Psychotria nuda, em relação à tolerância à luminosidade, apresenta características morfológicas correspondentes à espécie tolerantes ao sombreamento. Os indivíduos apresentaram tamanho pequeno quanto ao comprimento e grandes valores de densidade da madeira, módulo de elasticidade e área de copa, quando comparado a espécies intolerantes ao sombreamento (King 1990, van Gelder *et al.* 2006, Poorter *et al.* 2006).

Foram descritas duas formas de crescimento principais, ereto e prostrado. Formas de crescimento mistas ocorrem em outras espécies de sub-bosque (Gavin & Peart 1999, Matlaga & Horvitz 2009). A forma de crescimento prostrada foi a mais freqüente na população, na qual está incluído o crescimento clonal, presente em algumas espécies de *Psychotria* (Kinsman 1990, Almeida & Alves 2000). Em *P. nuda*

a ocorrência dessa forma de crescimento foi mencionada pela primeira vez por Almeida & Alves (2000), justificativa ao padrão espacial agregado encontrado, devido ao registro de um indivíduo clonal dentre os amostrados durante o trabalho. Indivíduos eretos podem cair devido a algum dano físico e os indivíduos, uma vez caídos, podem permanecer crescendo vegetativamente (Gavin & Peart 1999). Os indivíduos de *Psychotria nuda* podem iniciar o crescimento prostrado devido a perturbação ou podem se desenvolver prostrados já a partir de fases iniciais do desenvolvimento.

Fatores relacionados à estabilidade podem influenciar na alocação diferencial das formas de crescimento. Para uma planta manter-se ereta, o crescimento em altura deve ser compensado pelo crescimento em diâmetro, de modo que o diâmetro possa suportar o peso do indivíduo e resistir à ação do vento (Niklas 1994a, Sposito & Santos 2001). Adicionalmente, no contexto desse trabalho, inclinação do terreno também pode representar um importante fator influenciando as variações de tamanho dos indivíduos. Assim, pode-se deduzir que indivíduos eretos estariam sob efeitos mais fortes dos fatores relacionados a estabilidade, comparado aos indivíduos prostrados.

Os valores de comprimento, diâmetro basal, área da copa e módulo de elasticidade da madeira foram maiores nos indivíduos eretos do que nos indivíduos prostrados. Essa característica dos indivíduos eretos corrobora com o esperado, indivíduos eretos mais rígidos, dado os valores do módulo de elasticidade, e com diâmetros maiores para sustentação. No entanto, a densidade da madeira não variou entre as formas de crescimento. Indivíduos eretos teriam então maior módulo de elasticidade para um dado valor de densidade da madeira, aproximando esses indivíduos do limite de tombamento comparado aos indivíduos prostrados. Outros fatores também estariam influenciando o tamanho dos indivíduos eretos, de forma que houve crescimento em tamanho, mas não aumento da rigidez.

A ocorrência de crescimento clonal nos indivíduos prostrados é outro fator que pode influenciar a variação de tamanho entre formas de crescimento. A variação de tamanho pode ocorrer em decorrência da persistência dos rametas e da quantidade de rametas que permanecem conectados (de Kroon *et al.* 2005, Stuefer *et al.* 1996). Ao manter rametas conectados, o indivíduo pode aumentar a sobrevivência dos

rametas e/ou evitar a compensação das partes da planta localizadas em locais mais pobres em recursos no ambiente (Stuefer *et al.* 1996, Hutchings 1997, Price & Marshall 1999, Matlaga & Horvitz 2009). Dessa forma, o peso a ser suportado pelo diâmetro é menor e não haveria maior tombamento ou quebra dos caules pelo efeito do vento. Forças diferentes atuariam para manter a estabilidade de indivíduos clonais, mudando assim o investimento nas características estruturas da planta (Liu *et al.* 2007). De fato, ao comparar as relações alométricas das duas formas de crescimento, é possível notar que indivíduos eretos têm maiores comprimentos em um dado diâmetro comparado aos indivíduos prostrados.

O DAS e a área da copa aumentaram com a altitude, sendo os maiores valores encontrados na SM. O mesmo não foi encontrado para o comprimento, não havendo diferença entre as altitudes. Esse padrão persiste, mesmo considerando as diferentes formas de crescimento. Como houve variação no diâmetro a altura do solo com a altitude e o comprimento permaneceu constante, a relação entre o comprimento e o diâmetro foi diferente entre altitudes. As variações de tamanho de *Psychotria nuda* com a altitude não corroboram com o esperado, onde para outras espécies ocorre uma diminuição do tamanho com a altitude (Grant & Hunter 1962, Coomes & Allen 2007, Swenson & Enquist 2007, Alexander *et al.* 2009). Também há divergência na frequência das formas de crescimento, sendo que em altitudes maiores foram encontradas uma proporção menor de indivíduos eretos (Grant & Hunter 1962).

As características pertinentes a cada altitude podem ter sido fatores determinantes para as diferenças entre diâmetro e área da copa entre altitudes. Proporcionalmente, indivíduos clonais foram mais frequentes na TB. Dessa forma, na TB ocorreu uma maior proporção de indivíduos menores pela maior dinâmica de quebra das conexões entre os rametas e a planta principal. Com a fragmentação do indivíduo ocorreria maior entrada de indivíduos (rametas) menores na população. Realmente, a frequência de recrutas clonais foi maior na TB. Além disso, haveria diminuição do tamanho total dos indivíduos devido à fragmentação dos mesmos. As mudanças em tamanho ocorreriam no DAS e na área da copa devido à perda das conexões com os rametas laterais ou na base do indivíduo. Como consequência as relações entre o diâmetro e a altura mudam. Na SM os indivíduos apresentaram maior

diâmetro por comprimento comparado a TB. A área da copa também foi maior na SM na relação com o comprimento e o diâmetro.

Outro fator que pode afetar o tamanho e a frequência das formas de vida é a densidade de *Psychotria nuda*. Sua densidade é regulada pela altitude, uma vez que cerca de 90% dos indivíduos ocorrem na TB. Esse padrão foi observado em outras espécies de *Psychotria* (Kinupp & Magnusson 2005). Na SM são encontradas maiores variações topográficas (Capítulo 2). Possivelmente, a diminuição da densidade com a altitude ocorreu por limitações impostas pelas condições ambientais, o que pode favorecer a sobrevivência dos indivíduos em determinados locais com condições adequadas para o crescimento. O estímulo de crescimento clonal para fora desses locais poderia causar maior mortalidade dos rametas, havendo então maior favorecimento da forma de crescimento ereto neste local. Na SM os indivíduos estiveram mais concentrados em determinadas porções do terreno (Capítulo 2).

Os valores de MOE e densidade da madeira medidos para *Psychotria nuda* foram maiores que os encontrados para outras espécies de sub-bosque tropicais (Sterck & Bongers 1998, van Gelder *et al.* 2006, Poorter *et al.* 2006). Niklas (1994a) advertiu que os valores teóricos médios sugeridos são muito baixos. Apesar disso, os valores de MOE e ρ não alteraram a relação entre o diâmetro e a altura, como previsto por McMahon (1973). Os indivíduos de *P. nuda* apresentam diâmetro real maior que o diâmetro mínimo de tombamento calculado. Pode-se concluir que, apesar de ocorrer crescimento prostrado em *Psychotria nuda*, oriundo de eventos de perturbação que promovem a queda do indivíduo, essa queda não ocorre devido a problemas para manter a estabilidade mecânica. Mesmo em indivíduos com tamanho maior, cuja proximidade ao limite crítico de tombamento é maior, o fator de segurança indica que não há favorecimento a queda. Em outras espécies, a altura esteve abaixo do limite crítico e elas tombam com o próprio peso (Gavin & Peart 1999).

A variação altitudinal teve grande influência nas características morfométricas dos indivíduos de *Psychotria nuda*, bem como na relação entre elas. A proporção diferencial de indivíduos nas formas de crescimento em cada altitude pode ter influenciado o padrão obtido. Altitudes maiores podem apresentar mais limitações quanto a disponibilidade de nutrientes e água para as plantas. No entanto, a

ocorrência de crescimento clonal pode favorecer a exploração do ambiente. Uma vez que o indivíduo encontre local mais adequado para desenvolvimento pode haver um favorecimento ao crescimento ereto. Essa forma de crescimento não decorre de falhas mecânicas no suporte. O fator de segurança indica que, independente do modo de cálculo, a chance de tombamento para indivíduos de *Psychotria nuda* é muito pequena. Outros fatores, que não biomecânicos devem estar limitando o crescimento em altura.

Referências Bibliográficas

- Alves, L. F.; Vieira, S. A.; Scaranello, M. A.; Camargo, P. B.; Santos, F. A. M.; Joly, C. A. & Martinelli, L. A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260:679-691.
- Alexander, J. M.; Edwards, P. J.; Poll, M. Parks, C. G. & Dietz, H. 2009. Establishment of parallel altitudinal clines in traits of native and introduced forbs. *Ecology* 90:612-622.
- Almeida, E. M. & Alves, M. A. S. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 14:335-346.
- Barroso, G. M. 1991. Sistemática de angiospermas do Brasil. Imprensa Universitária, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Castro, C. C. & Araújo, A. C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 244:131–139.
- CIAGRO 2003. Centro Integrado de Informações meteorológicas. www.ciiagro.sp.gov.br/ciiagroonline/ - Consulta realizada em 06 de maio de 2010.

- Coomes, D. A. & Allen, R. B. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* 95:1084–1097.
- Gavin, D. G. & Peart, D. R. 1999. Vegetative life history of a dominant rain forest canopy tree. *Biotropica* 31:288-294.
- van Gelder, H. A.; Poorter, L. & Sterck, F. J. 2006. Wood mechanics, allometry and life history in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171:367-378.
- Grant, A. & Hunter, R. F. 1962. Ecotypic Differentiation of *Calluna vulgaris* (L.) in Relation to Altitude. *New Phytologist* 61:44-55.
- Hutchings, M. J. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. *In: Plant Ecology* (Crawley M. J.) Blackwell Scientific Publications.
- Joly, A. B. 1979. Botânica: introdução à taxonomia. 5ª.ed. Editora Nacional.
- King, D. A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a panamanian Forest. *Functional Ecology* 4:27-32.
- King, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12:25-44.
- Kinsman, S. 1990. Regeneration by fragmentation in tropical montane forest shrubs. *American Journal of Botany* 77:1626-1633
- Kinupp, V. F. & Magnusson, W. E. 2005. Spatial patterns in the understorey shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21:363–374.
- Kitayama, K. & Aiba, S-I. 2002. Ecosystem Structure and Productivity of Tropical Rain Forests along Altitudinal Gradients with Contrasting Soil Phosphorus Pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology* 90:37-51.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.

- de Kroon, H. & Hutchings, M. J. 1996. Morphological Plasticity in Clonal Plants: The Foraging Concept Reconsidered. *The Journal of Ecology* 83:143-152.
- de Kroon, H., Huber, H.; Stuefer, J. F. & van Groenendael, J. M. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New phytologist* 166:73-82.
- Lacerda, M. S. 2001. Composição Florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Tese de Doutorado. UNICAMP. 136p.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: Special issue, 347-358.
- Liu, Y.; Schieving, F.; Stueffer, J. F. & Anten, N. P. R. 2007. The Effects of Mechanical Stress and Spectral Shading on the Growth and Allocation of Ten Genotypes of a Stoloniferous Plant. *Annals of Botany* 99:121–130.
- Lombardi, J. A. & Gonçalves, M. 2000. Composição florística de dois remanescentes de Mata Atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 255-282.
- Manly, B. F. J. 1996. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. 2nd. Ed. Chapman & Hall.
- Martínez-Cabrera, H. I.; Jones, C. S.; Espino, S. & Schenk, H. J. 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany* 96:1388-1398.
- Matlaga, D. P. & Horvitz, C. C. 2009. Growth and survival across a gap – understory gradient: contrast in performance of sexually vs. clonally produced offspring. *American Journal of Botany* 96:439-447.
- Matlaga, D P & Sternberg, S L. 2009. Ephemeral clonal integration in *Calathea marantifolia* (Marantaceae): Evidence of diminished integration over time. *American Journal of Botany* 96:431-438.
- McMahon, T. 1973. Size and Shape in Biology. *Science* 179:1201-1204.

- Niklas, K. J. 1994a. Plant allometry: the scaling of form and process. The University of Chicago Press. Chicago.
- Niklas, K. J. 1994b. Interspecific Allometries of Critical Buckling Height and Actual Plant Height. *American Journal of Botany* 81:1275-1279.
- Pereira, Z. V.; Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2006. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29:471-480.
- Poorter, L.; Bongers, L. & Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87:1289–1301.
- Price, E. A. C. & Marshall, C. 1999. Clonal plants and environmental heterogeneity. An introduction to the proceedings. *Plant Ecology* 141:3-7.
- R Development Core Team (2009). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L. P. C. 2003. Phenology of understorey Rubiaceae in the Atlantic forest, southeastern Brazil. *Revista brasileira de Botânica* 26:299-309.
- Sanchez, M.; Pedroni, F.; Leitão-Filho, H. F & Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista brasileira de Botânica* 22:31-42.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88:939-949.
- Sterck, F. J. & Bongers, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85:266-272.

- Stuefer, J. F.; De Kroon, H. & During, H. J. 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant. *Functional Ecology* 10:328-334
- Swenson, N. G. & Enquist, B. J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its communitywide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94:451-459.
- Tanner, E. V. J.; Vitousek, P. M. & Cuevas, E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79:10-22.
- Taylor, C. 2010. *Psychotria* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB014201>).
- Woodson Jr., R. E.; Schery, R. W. & Dwyer, J. D. 1980. Flora of Panama. Parte IX. Family 179. Rubiaceae, Parte 2. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67:257-522.
- Xiang, S.; Wu, N. & Sun, S. 2009. Within-twig biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: allometric scaling analysis. *Trees* 23:637–647.

Tabela 1. Mediana do comprimento, DAS, área da copa, módulo de elasticidade e densidade da madeira de *Psychotria nuda* e o resultado da comparação por diferença de medianas entre duas formas de crescimento (ereta e prostrada) em dois períodos de amostragem no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba – SP.

		Comprimento (m)	DAS (cm)	Área da copa (cm ²)	Módulo de elasticidade (Kg/cm ²)	Densidade da madeira (Kg/cm ³)
t ₁	E - mediana	0,912	1,049	1553,62	-	-
	P - mediana	0,647	0,643	723,33	-	-
	Dif _{obs}	0,265	0,360	830,29	-	-
	Dif _{sim} (mediana)	0,024	0,024	56,28	-	-
	p	< 0,001	< 0,001	< 0,001	-	-
t ₂	E - mediana	0,925	1,069	-	876811973	1213,9
	P - mediana	0,695	0,652	-	648970045	1224,1
	Dif _{obs}	0,229	0,417	-	227841928	22,656
	Dif _{sim} (mediana)	0,024	0,021	-	79870000	13,390
	p	< 0,001	< 0,001	-	0,015	0,171

Tabela 2. Mediana do comprimento, DAS e área da copa de *Psychotria nuda* e o resultado da comparação por diferença de medianas entre duas altitudes (SM e TB) nas três amostragens no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba – SP.

		Comprimento (m)	DAS (cm)	Área da copa (cm ²)
t ₀	SM – mediana	0,79	1,07	2309,2
	TB - mediana	0,75	0,74	782,9
	Dif _{obs}	0,049	0,328	1526,22
	Dif _{sim} (mediana)	0,029	0,035	70,89
	p	0,302	< 0,001	< 0,001
t ₁	SM – mediana	0,82	1,06	2471,8
	TB - mediana	0,69	0,70	769,4
	Dif _{obs}	1,385	0,360	1702,41
	Dif _{sim} (mediana)	0,034	0,023	73,67
	p	< 0,001	< 0,001	< 0,001
t ₂	SM – mediana	0,79	1,02	-
	TB - mediana	0,72	0,70	-
	Dif _{obs}	0,068	0,325	-
	Dif _{sim} (mediana)	0,031	0,029	-
	p	0,095	< 0,001	-



Figura 1. Forma de crescimento de indivíduos de *Psychotria nuda*. A foto A refere-se ao indivíduo com crescimento ereto e as fotos B e C referem-se aos indivíduos com crescimento prostrado. As setas brancas mostram as raízes sendo emitidas a partir de um ramo do indivíduo.

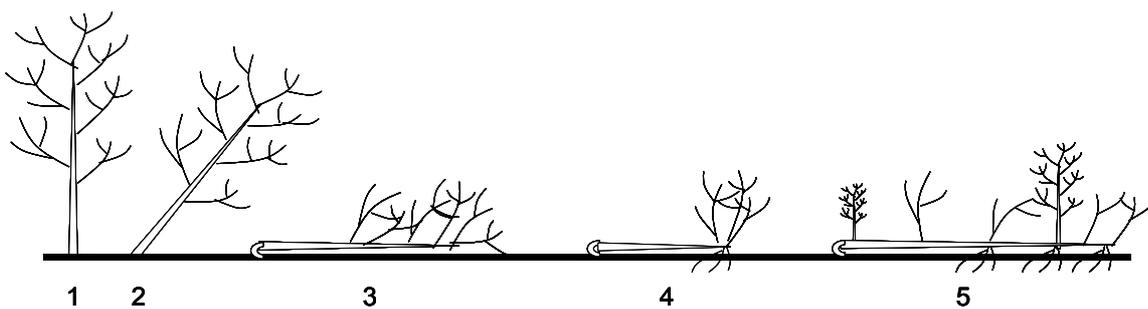


Figura 2. Modelo esquemático dos tipos de forma de crescimento identificados para *Psychotria nuda* na SM e TB, no Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP. A forma de crescimento ereta é indicada pelos números 1 e 2. A forma de crescimento prostrada é indicada pelos números 3, 4 e 5.

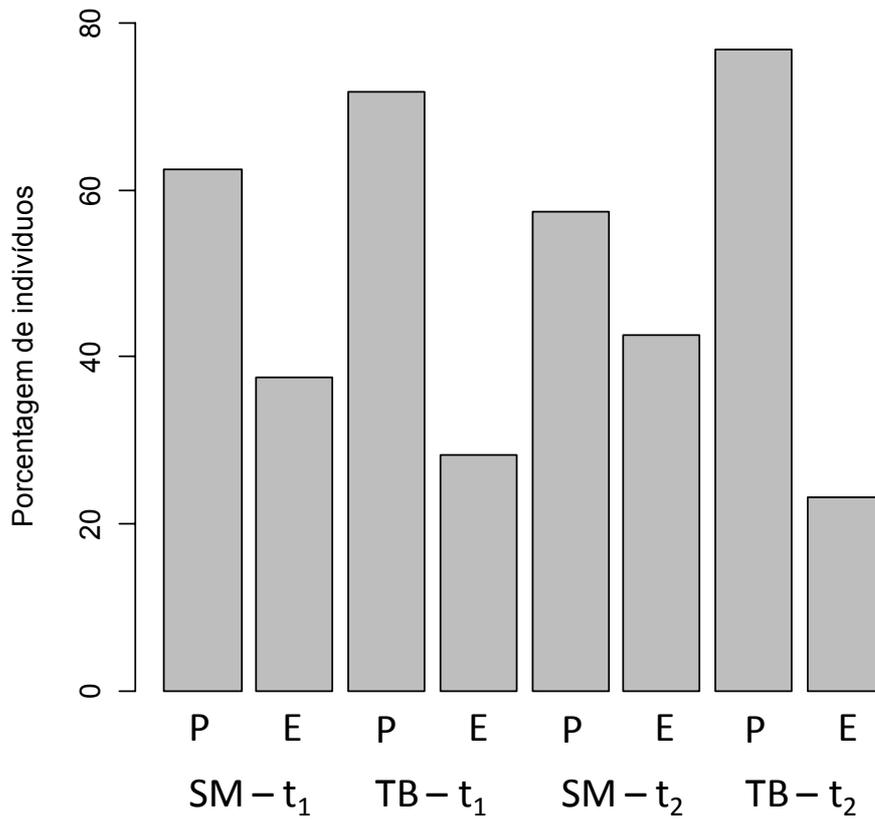


Figura 3. Porcentagem dos indivíduos de *Psychotria nuda* nas formas de crescimento Prostrada e Ereta nas parcelas de Terras Baixas (TB) e Sub-Montana (SM) nos dois períodos amostrados no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba – SP.

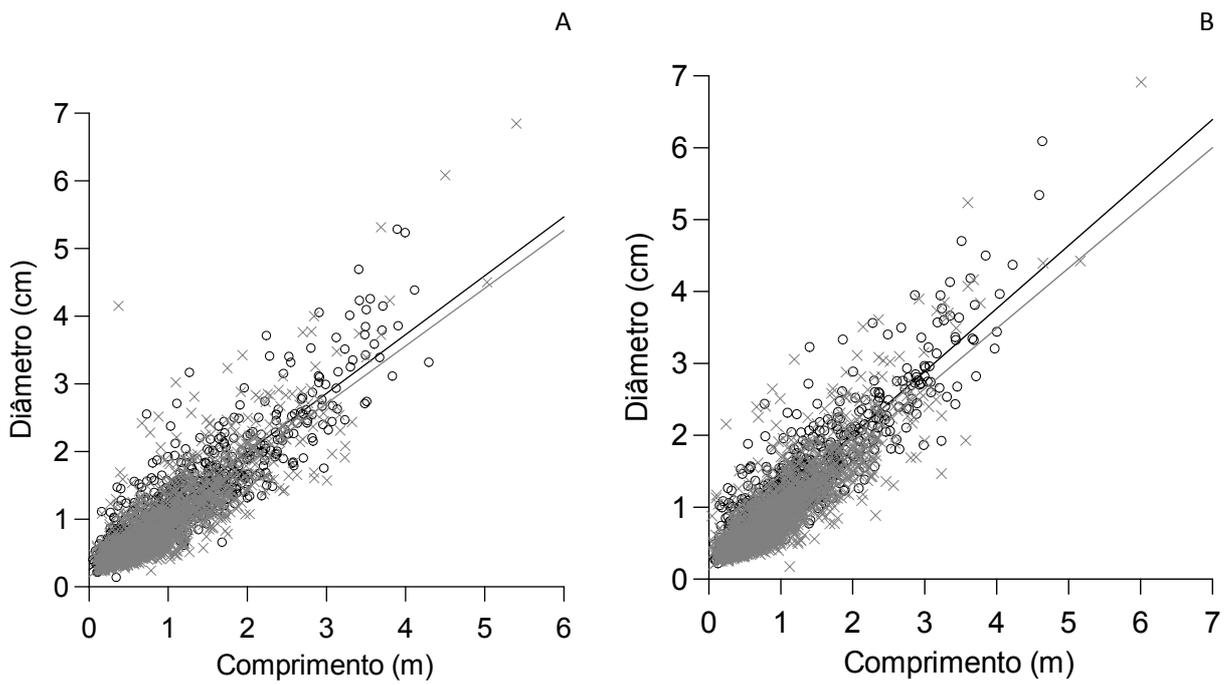


Figura 4. Linhas de regressão para formas de crescimento ereta (o em preto) e prostrada (x em cinza) de *Psychotria nuda* em t₁ (A) e t₂ (B), Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP.

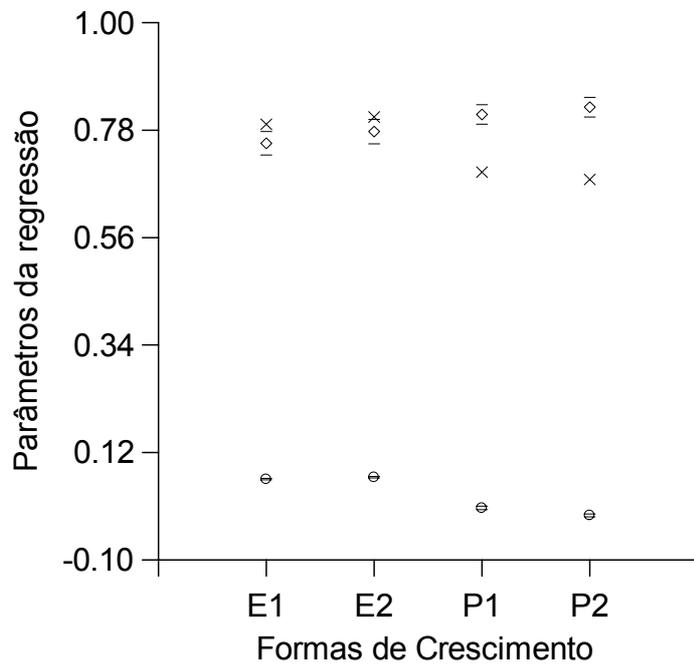


Figura 5. Constante alométrica (o) e coeficiente alométrico (◇), com respectivos intervalos de confiança (95%), e ajuste da linha de regressão (x) do modelo II (SMA) do \log_{10} do comprimento (eixo x) e \log_{10} do DAS (eixo Y) para as formas de crescimento ereta e prostrada de *Psychotria nuda* em t_1 (1) e t_2 (2), Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP.

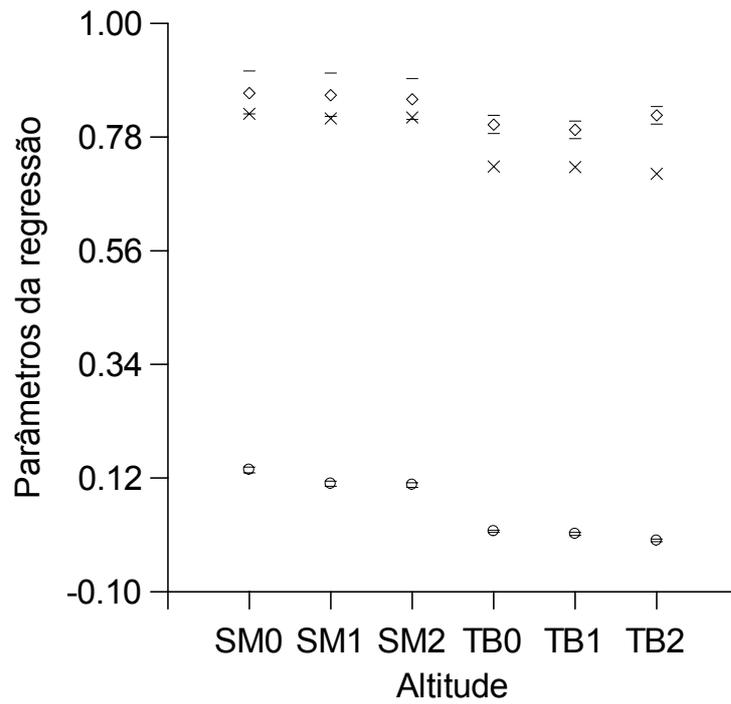


Figura 6. Constante alométrica (o), coeficiente alométrico (◇), com respectivos intervalos de confiança (95%), e ajuste da linha de regressão (x) do modelo II (SMA) do \log_{10} do comprimento (eixo x) e \log_{10} do DAS (eixo Y) de *Psychotria nuda* para as parcelas Sub-Montana (SM) e Terras Baixas (TB) em t_0 (0), t_1 (1) e t_2 (2), Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP.

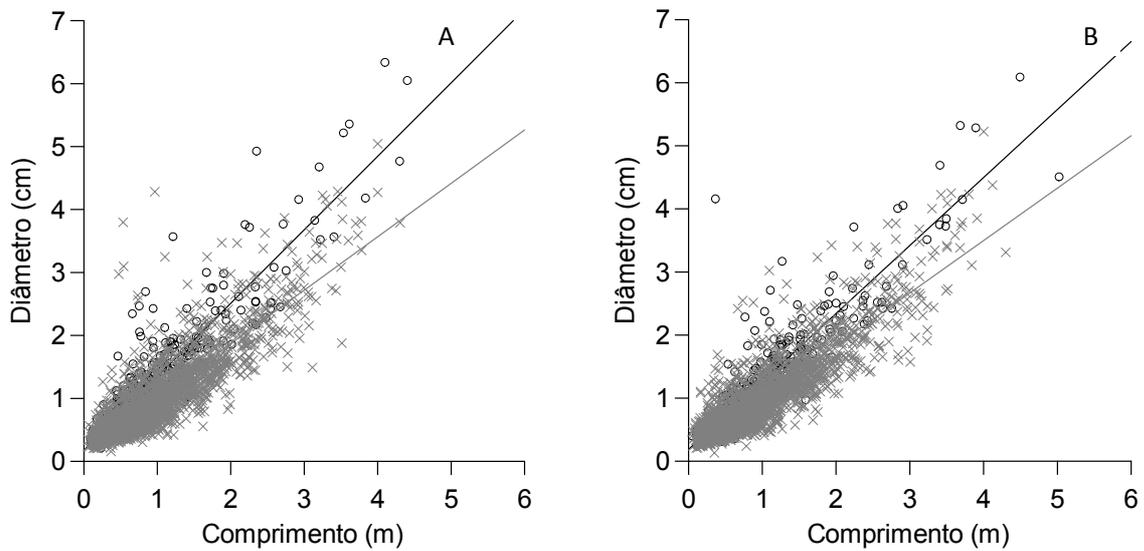


Figura 7. Linhas de regressão do comprimento com diâmetro para indivíduos de *Psychotria nuda* nas parcelas Sub-Montana (o em preto) e Terras Baixas (x em cinza) em t_0 (A) e t_1 (B), Núcleo de Pinguaba, Ubatuba, SP.

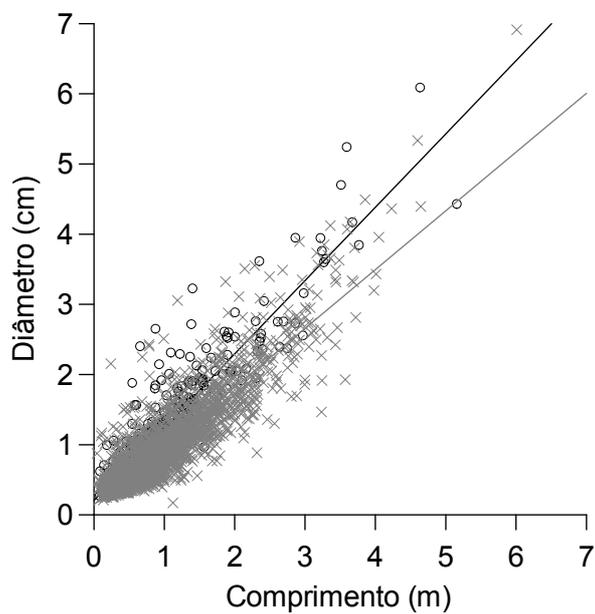


Figura 8. Linhas de regressão do comprimento com diâmetro para indivíduos de *Psychotria nuda* nas parcelas Sub-Montana (o em preto) e Terras Baixas (x em cinza) em t_2 , Núcleo de Pinguaba, Ubatuba, SP.

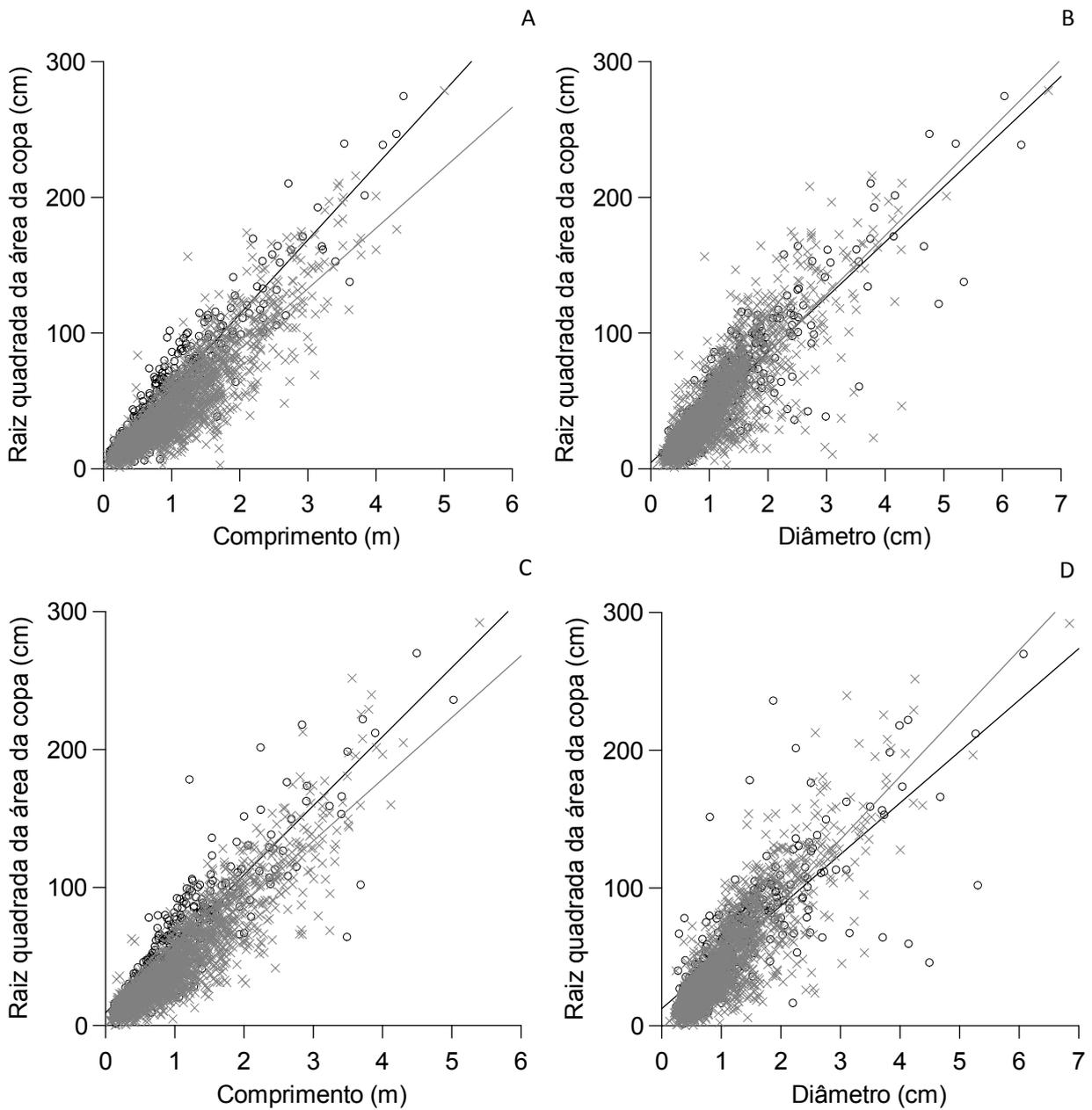


Figura 9. Linhas de regressão da raiz quadrada da área da copa com comprimento (A e C) e com o diâmetro (B e D) para indivíduos de *Psychotria nuda* nas parcelas Sub-Montana (o em preto) e Terras Baixas (x em cinza) em t_0 (A e B) e t_1 (C e D), Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP.

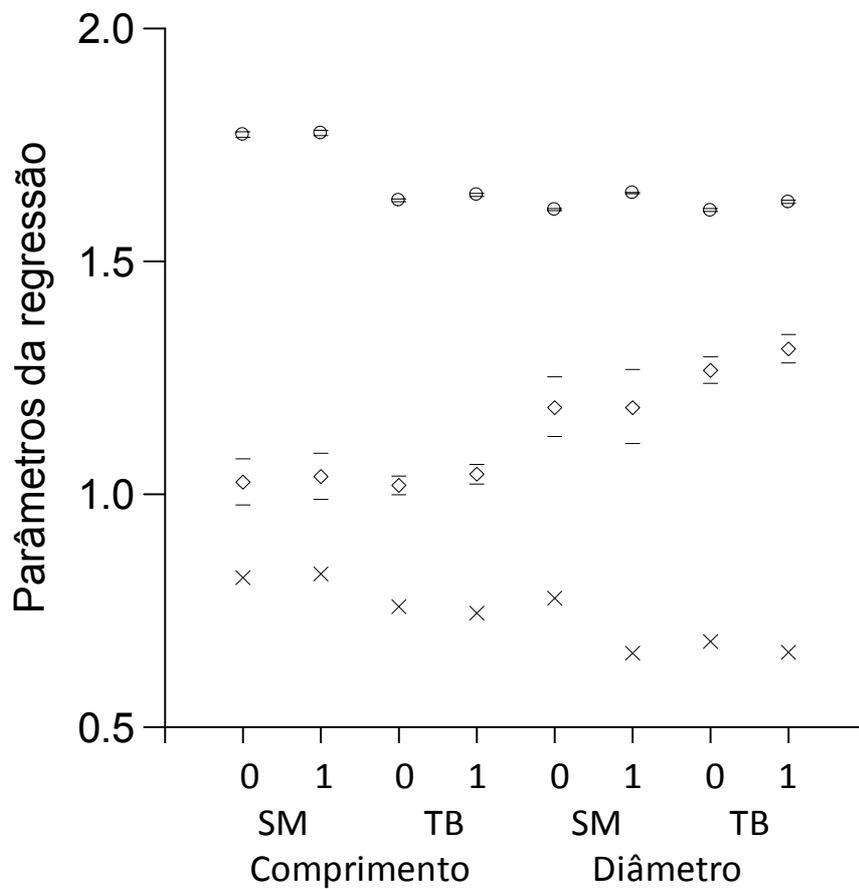


Figura 10. Constante alométrica (◇), coeficiente alométrico (○), com respectivos intervalos de confiança (95%), e ajuste da linha de regressão (x) do modelo II (SMA) do \log_{10} do comprimento (eixo x) e diâmetro (eixo x) com \log_{10} da raiz quadrada da área da copa (eixo Y) dos indivíduos de *Psychotria nuda* para as parcelas Sub-Montana (SM) e Terras Baixas (TB) em t_0 (0) e t_1 (1), Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP.

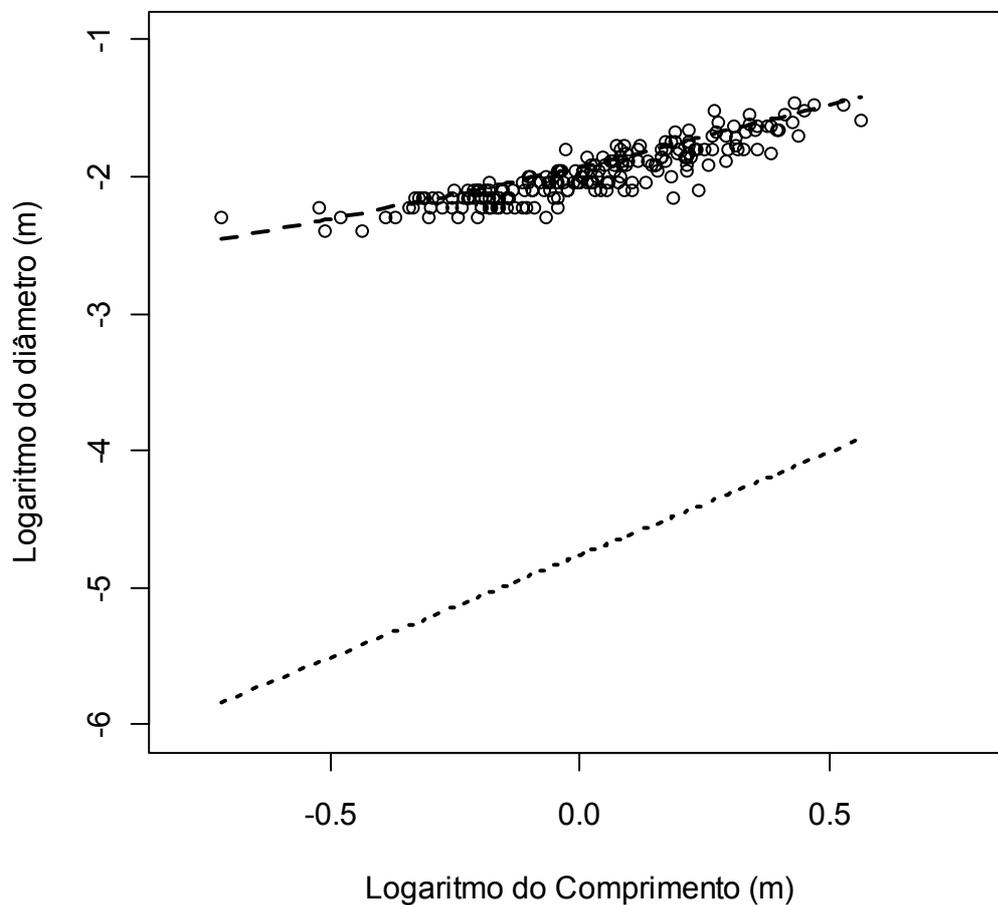


Figura 11. Linhas de regressão para indivíduos de *Psychotria nuda* nas parcelas Sub-Montana (SM) e Terras Baixas (TB) entre o logaritmo do comprimento e diâmetro, Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP. Os pontos representam a relação do comprimento com o diâmetro real. A linha tracejada representa a relação do comprimento com o diâmetro corrigido com os valores individuais de MOE e ρ de *Psychotria nuda*. A linha pontilhada representa a relação do comprimento com o diâmetro mínimo calculado com os valores médios de MOE e ρ de *P. nuda*.

Capítulo 2

Padrão espacial de *Psychotria nuda* (Rubiaceae) em gradiente altitudinal na Floresta Ombrófila Densa, São Paulo.

Christiane E. Corrêa¹ & Flavio A. M. dos Santos²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, Brasil, correa.ce@gmail.com

² Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, Brasil, fsantos@unicamp.br

Abstracts

The set of different abiotic features that constitute the habitats creates a great internal heterogeneity. Thus, individual space distribution should respond to these internal resources variations, as well as between habitats. Furthermore, species growth strategy may favor one distribution pattern more than others. In vegetative propagation there could be a tendency to individual aggregation. In this work the goals were: (1) to describe the spatial pattern of *Psychotria nuda* and verify if this pattern change with population features (size and growth forms) in different altitudes; (2) to verify whether the spatial pattern is related with slope and light. The work was developed in two 0.25 ha plots in Lowland Secondary-Dense-Ombrophylous Forest (TB), two in Submontane Secondary-Dense-Ombrophylous Forest (SM), two in Montane Secondary-Dense-Ombrophylous Forest (M) and one in Coastal Plain Forest (R). All individuals were counted, measured for diameter at base height (DBH) and classified into growth form (erect and prostrate) and size class. More than 2700 individual were marked and 89% were in TB. The spatial pattern was different between altitudes. In SM and R the distribution were aggregate to small distances and in TB was random. There was no variation for all plots over time. Even analysing the distribution of individuals by size or growth form, the variations are mainly influenced by altitude. The slope is the abiotic trait that has had the widest variation regarding to altitude, registering the highest

values in SM. On the other hand, there is no correlation of this variable with individuals' density distribution. The canopy openness was similar between altitudes and also there is no correlation with density distribution of individuals. The decrease in density with increasing of altitude may show a specialization of *Psychotria nuda* at lower altitudes. It seems to exist a preference to certain places within habitats, since was found aggregation of individuals in some altitudes. In despite of this, this preference was not related with slope or canopy openness. Probably these variables have more effect in individuals density and growth form frequency than in spatial pattern.

Resumo

O conjunto de diferentes características abióticas que constitui os habitats gera grande heterogeneidade local. Dessa forma, a distribuição dos indivíduos no espaço deve responder a essas variações internas dos recursos nos habitats, bem como entre habitats. Adicionalmente, a estratégia de crescimento da espécie pode favorecer um padrão de distribuição em detrimento a outros. Em plantas com propagação vegetativa pode haver um favorecimento a agregação dos indivíduos. Neste trabalho o objetivo foi descrever o padrão espacial de *Psychotria nuda* e verificar se este padrão é variável com relação a variações nas características da população (tamanho e forma de crescimento) e em diferentes altitudes. Além disso, verificar se a distribuição dos indivíduos está relacionada a inclinação do terreno e luminosidade. O trabalho foi desenvolvido em duas parcelas de 0,25 ha na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB), duas na FOD Submontana (SM), duas na Floresta Ombrófila Montana (M) e uma na Floresta de Restinga (R). Os indivíduos foram contados, medidos quanto ao diâmetro a altura do solo e classificados quanto: a formas de crescimento (eretos e prostrados) e classes de tamanho. Inicialmente foram marcados 2705 indivíduos, 89% nas TB. O padrão espacial diferiu entre as altitudes estudadas. Na SM e R a distribuição foi agregada à pequenas distâncias e na TB foi aleatória. Para todas as áreas não houve variação temporal do padrão espacial. Mesmo avaliando a distribuição dos indivíduos por tamanho ou forma de crescimento, as variações influenciadas pela altitude foram preponderantes. A inclinação é a característica

abiótica que mais variou entre as altitudes, tendo SM os maiores valores de inclinação. Contudo, não há correlação dessa variável com a distribuição da densidade dos indivíduos. A luminosidade foi semelhante entre altitudes e também não apresentou correlação com a densidade de indivíduos. A diminuição de densidade com o aumento da altitude pode indicar uma especialização de *Psychotria nuda* em altitudes menores. Dentro dos habitats também parece haver preferência a determinados locais, já que foi encontrada agregação dos indivíduos em algumas altitudes. No entanto, essa preferência local não foi explicada pela inclinação e luminosidade. É provável que essas variáveis tenham maior efeito na densidade dos indivíduos e na frequência das formas de crescimento que no padrão de distribuição dos indivíduos.

Introdução

Os habitats apresentam grande heterogeneidade, resultado das variações nas características abióticas. Este fato favorece a ocupação do espaço de diferentes maneiras pelas espécies vegetais (Svenning 2000, Yamada *et al.* 2000, Kinupp & Magnusson 2005).

A heterogeneidade nas características abióticas pode ser observada em escala regional evidenciando as diferenças entre habitats, bem como em uma escala local caracterizando a variação das condições e recursos dentro do habitat. Considerando a altitude, por exemplo, é possível caracterizar diferenças ao longo de um gradiente altitudinal devido a variações nas características abióticas e como consequência são observadas mudanças na ocupação e na composição de espécies vegetais (Yamada *et al.* 2000, Kinupp & Magnusson 2005).

Em uma escala local, a distribuição heterogênea das características abióticas pode gerar nos habitats áreas com maior e menor concentração de recursos (Barot *et al.* 1999, Svenning 2000, Itoh *et al.* 2003). Essa estruturação espacial dos recursos influencia a maneira com que os indivíduos se distribuem, uma vez que pode haver um favorecimento na germinação ou sobrevivência de determinadas espécies nestes locais (Fowler 1988). Ao observamos o habitat dentro de cada altitude, variações nas

características edáficas, como topografia, podem influenciar o padrão espacial (Clark *et al.* 1998, Itoh *et al.* 2003, Enoki & Abe 2004, Kinupp & Magnusson 2005). As variações edáficas podem estar relacionadas a variações na inclinação e na composição de nutrientes do solo, o que gera diferentes respostas nas espécies quanto a preferência do local de ocupação (Basnet 1992, Clark *et al.* 1998, Itoh *et al.* 2003, Kinupp & Magnusson 2005).

A variação espacial da luminosidade pode estar associada a variações na topografia (Enoki & Abe 2004). A disponibilidade de luz também está estruturada espacialmente, apresentando nas florestas locais com maior e menor disponibilidade de luz, como as clareiras e o interior da floresta (Svenning 2000, Wright *et al.* 2003). Para várias espécies, a proximidade de locais com maior disponibilidade de luz favorece a germinação, recrutamento e a sobrevivência (Svenning 2000). Espécies de sub-bosque também são sensíveis a variações de luminosidade, como *Psychotria aubletiana* cujo crescimento e sobrevivência são maiores próximo a clareiras em florestas no Equador (Amezquita 1998).

Outros fatores ecológicos também têm importantes efeitos no padrão espacial, principalmente os relacionados ao recrutamento e a mortalidade de indivíduos nos habitats (Hutchings 1997). Entre eles podemos destacar a chuva de sementes, fatores que regulam a germinação, competição e predação (Hutchings 1997). O recrutamento maior próximo a indivíduos parentais, a germinação e estabelecimento em locais favoráveis na floresta, em geral, produzem um padrão espacial dos indivíduos agregado no espaço, principalmente nas fases iniciais do desenvolvimento (Schellner *et al.* 1982, Gibson & Menges 1994, Hutchings 1997, Barot *et al.* 1999, Fonseca *et al.* 2004). O crescimento vegetativo também pode favorecer a agregação de indivíduos no espaço. Em plantas clonais, a agregação é comum a várias espécies (Edwards 1984, Hutchings 1997, Kostrakiercicz 2008).

Entretanto, algumas vezes as espécies não apresentam um padrão agregado, os padrões que podem ser encontrados são o aleatório ou o regular, este último indicando que há uma interação negativa entre os indivíduos (Hutchings 1997). O padrão espacial aleatório é freqüentemente encontrado em indivíduos adultos de várias espécies, devido a mudança das taxas de mortalidade ao longo do ciclo de vida

(Okuda *et al.* 1997, Barot *et al.* 1999, Fonseca *et al.* 2004). A competição também pode mudar um padrão inicialmente agregado ou aleatório para um padrão espacial regular devido a uma mortalidade não aleatória, dependente de densidade (Stoll & Bergius 2005).

Neste trabalho o objetivo foi descrever o padrão espacial de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra em diferentes altitudes e de diferentes formas de crescimento, bem como verificar se existe relação com características ambientais como inclinação do terreno e luminosidade.

A expectativa é que *Psychotria nuda* apresente um padrão espacial agregado por apresentar propagação vegetativa ocorrer preferencialmente em determinados locais dentro dos habitats (Amezquita 1998, Kinnupp & Magnusson 2005). Espera-se encontrar uma correlação negativa da densidade com a luminosidade e/ou com locais de maior inclinação do terreno.

O padrão espacial deve variar dentro da população. É esperado que indivíduos adultos estejam mais agrupados que indivíduos mais jovens, devido a entrada por propagação vegetativa. Pela mesma razão, espera-se maior agregação de indivíduos classificados na forma de crescimento prostrados comparado aos indivíduos eretos.

Considerando as variações altitudinais, é esperado que haja variação da densidade com o aumento da altitude, de acordo com a distribuição de ocorrência da espécie ao longo das altitudes (Almeida & Alves 2000, Lacerda 2001).

Material e métodos

Área de estudo

O Parque Estadual da Serra do Mar tem 315 mil ha de extensão, desde o limite entre São Paulo e Rio de Janeiro até o município de Itariri (São Paulo). O estudo foi desenvolvido no Núcleo Picinguaba (23° 31' a 23° 34' S e 45° 02' a 45° 05' W) e Santa Virgínia (23° 17' a 23° 24' S e 45° 03' a 45° 11' W). Este núcleo apresenta uma extensão de aproximadamente 8.000 ha, com diversas formações vegetacionais. Dentre as formações estudadas neste trabalho estão a floresta de restinga e as

florestas de encosta. A floresta de Restinga ocupa a zona altitudinal de 0 a 50m com relação ao nível do mar. É caracterizada por uma topografia plana e apresenta um solo arenoso classificado como quartzarênico (Alves *et al.* 2010). A Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas inclui áreas localizadas nas altitudes de 50 a 100m e apresentam uma topografia suave. O solo é classificado como cambissolo, como na Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana. Entre 100 e 500m de altitude é possível encontrar florestas com as características da Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana. A partir dessa altitude o terreno passa a ser mais íngreme (Alves *et al.* 2010).

No Núcleo Picinguaba o clima é classificado como tropical chuvoso, com as chuvas se estendendo ao longo de todo ano. Não há um período marcado de seca. No Núcleo Picinguaba, região de Ubatuba, as chuvas são acentuadas em dezembro (245 mm) e janeiro (267 mm), com redução em junho (73 mm) e julho (63 mm) na intensidade das chuvas (CIIAGRO 2003). As temperaturas médias oscilam entre 19 °C e 27 °C nos anos estudados (CIIAGRO 2003). A umidade relativa do ar é alta, superando 85% (CIIAGRO 2003).

O núcleo Santa Virgínia apresenta área total de aproximadamente 4.790 ha. O relevo apresenta fortes declividades, com altitudes entre 850 e 1.100 m. Os solos comumente encontrados são dos tipos Latossolo Vermelho- Amarelo, Cambissolos e solos Litólicos. O clima é tropical temperado sem estação seca, com precipitação média anual de 2.180 mm. A precipitação é mais intensa no início do ano e diminui muito em junho e junho (PCD/CPTEC/INPE). No Núcleo Santa Virgínia as temperaturas são menores, não ultrapassando os 21 °C, mesmo nos meses mais quentes (dezembro e janeiro). As temperaturas médias mínimas podem chegar até 12 °C (PCD/CPTEC/INPE). A umidade relativa do ar também é bastante alta em Santa Virgínia (PCD/CPTEC/INPE). A vegetação predominante é representada por Floresta Ombrófila Densa Montana (Tabarelli & Mantovani 1999).

Foram estabelecidas quatro parcelas de 0,25 ha, subdivididas em sub-parcelas de 10 X 10m, na Floresta Ombrofila Densa Submontana (parcelas SM1a e b – 350m de altitude e SM2a e b - 375m de altitude) e na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (parcelas TB1 a e b – 46m de altitude e TB2 a e b – 73m de altitude) chamadas

a partir deste momento de SM e TB, respectivamente. No ano de 2008 foi realizada uma amostragem em duas parcelas de 0,25 ha da Floresta Ombrófila Montana, indicada pela letra M (parcelas M1 – 1025m de altitude e M2 – 1066m de altitude) e em uma parcela de 0,25 ha na Floresta de Restinga, indicada pela letra R (R - 10m de altitude).

Espécie estudada

Rubiaceae é uma das maiores famílias de angiospermas com cerca de 500 gêneros (Sanchez *et al.* 1999, Lombardi & Gonçalves 2000). O maior gênero é *Psychotria* com cerca de 1600 espécies cuja distribuição é ampla nos trópicos. É freqüentemente encontrado em áreas de Floresta Ombrófila Densa (Joly 1979, Woodson *et al.* 1980, Sanchez *et al.* 1999, San Martin-Gajardo & Morellato 2003).

Para este estudo foi selecionada a espécie *Psychotria nuda*, uma espécie arbustiva, heterostílica e polinizada por beija-flores (Castro & Araújo 2004). Os frutos são carnosos e dispersos por aves (Almeida & Alves 2000). Apresenta período de crescimento (emissão foliar) entre novembro e maio, floração entre março e junho, ocorrendo freqüentemente de forma agregada (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004).

Coleta de dados

Todos os indivíduos, acima de 0.15 cm de diâmetro a altura do solo, foram marcados e medidos em 2006 (t_0), 2007 (t_1) e 2008 (t_2). Na amostragem inicial (t_0), foram identificadas diferentes formas de crescimento. Em t_1 e t_2 os indivíduos foram classificados em eretos e prostrados. A forma de crescimento prostrada marca um crescimento paralelo ao solo com possível aparecimento de raízes ao longo do caule e na copa, caracterizando desenvolvimento clonal (para descrição detalhada veja capítulo 1). Os indivíduos também foram separados em duas classes de tamanho (pequenos < 1cm, grandes \geq 1cm), sendo a presença de estruturas reprodutivas predominante em indivíduos acima de 1cm de diâmetro na altura do solo.

Os indivíduos foram contados e medidos quanto ao diâmetro a altura do solo (DAS) com paquímetro. Os indivíduos grandes foram amostrados nas parcelas SM1 e

SM2 (a e b), TB1 e TB2(a e b) na M e R. Indivíduos pequenos nas parcelas SM1a e SM2a, TB1a e TB2a, M e R. A amostragem nas áreas M e R ocorreu apenas em uma parcela de 0,25 ha no ano de 2008 (t_2).

Para descrição do padrão espacial foi registrada a densidade de indivíduos em todas as parcelas de cada altitude. Os indivíduos que não foram marcados em t_0 , devido a perda de folhas ou por dificuldades na localização dos indivíduos, foram marcados em t_1 e t_2 e incluídos na amostragem de t_0 para esta análise (2,5% do total de indivíduos amostrados).

A estrutura espacial dos indivíduos foi analisada entre altitudes e entre parcelas em cada altitude, a partir das variações de densidade. Para as comparações dentro de cada parcela foram realizadas análises de autocorrelação espacial, usando o índice de Moran (Moran 1950), com o programa PASSAGE (Rosenberg 2004).

Os dados de topografia foram disponibilizados pelo Projeto Temático “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (Processo nº03/12595-7). A inclinação foi obtida com o cálculo da diferença entre os maiores e menores valores de altitude para cada sub-parcela.

Os dados de luminosidade foram obtidos utilizando fotografias hemisféricas tiradas no ano de 2008 (t_2). No centro de cada sub-parcela foi obtida uma fotografia hemisférica com uma câmera digital Nikon Coolpix a 1,30 m do solo no início da manhã e final da tarde. Com as fotografias foram calculadas a porcentagem de abertura do dossel com o programa Gap Light Analyser (Frazer *et al.* 1999).

Foi testada a correlação entre topografia e luminosidade com a densidade de indivíduos por parcela através do teste de Mantel parcial utilizando o programa PASSAGE (Rosenberg 2004). Este teste verifica se existe relação maior que a esperada ao acaso entre duas matrizes, mantendo uma terceira matriz constante (Quinn & Keough 2002). A matriz constante utilizada neste trabalho foi a matriz de distância com base nas coordenadas geográficas. Essa matriz constante é importante de ser utilizada quando o objetivo é verificar se as matrizes sendo testadas são independentes ou correlacionadas, desconsiderando o efeito da terceira matriz. Para obter a significância do teste foram realizadas 5000 aleatorizações. A correlação dos

dados de densidade de indivíduos com a luminosidade foi realizada apenas em t_2 , quando essas medidas foram obtidas.

Os indivíduos com tamanho superior a 1cm de DAS foram mapeados a partir das medidas de distância do indivíduo até duas estacas com posição conhecida. A localização dos indivíduos na parcela foi obtida usando o programa MAPA (Santos 2001).

Resultados

Foram amostrados inicialmente 2705 indivíduos, sendo 89% nas parcelas das TB (Tabela 1). Nenhum indivíduo foi encontrado nas parcelas da M. Na SM foi observado o menor número de indivíduos comparado as demais parcelas amostradas (Tabela 1). Em t_1 e t_2 houve um aumento do número de indivíduos, entretanto a proporção de indivíduos em cada parcela permaneceu semelhante ao longo do tempo (Tabela 1). Na R foram amostrados 411 indivíduos ($16,4 \pm 23,8$ indivíduos por parcela).

Os indivíduos da SM estão concentrados em poucos locais dentro da parcela, ocupando menos de 76% das parcelas (Figura 1 e 2). Na TB os indivíduos estão espalhados por toda a área amostrada (mais de 88% das parcelas ocupadas, Figura 1 e 2). Na R foram amostrados indivíduos em 64% da área amostrada (Figura 2). O número médio de indivíduos por sub-parcela (0,01 ha) foi menor e mais variável entre parcelas na SM (Tabela 1).

O padrão espacial diferiu entre as altitudes estudadas. Na SM, a distribuição foi agregada à pequenas distâncias (até 15m). Na SM2 os agregados estão a mais de 36m um do outro (Figura 3). Os indivíduos também estão agregados na R (Figura 4). Na TB, o padrão espacial dos indivíduos foi aleatório para todas as escalas (Figuras 3). Temporalmente o padrão espacial foi semelhante para todas as áreas (Figura 3).

Ao separar os indivíduos por tamanho o padrão espacial encontrado foi semelhante ao padrão geral. Indivíduos pequenos (DAS menores que 1cm) localizados nas parcelas TB estão distribuídos aleatoriamente na parcela em todas as

amostragens (Figura 5). Na SM a distribuição dos indivíduos foi distinta espacialmente (Figura 5). Na parcela SM1a o padrão aleatório foi encontrado nas três amostragens. Na amostragem inicial (t_0) na SM2a houve autocorrelação negativa dos indivíduos a distâncias maiores de 30 m. Nas amostragens subseqüentes os indivíduos estão agrupados no espaço (Figura 5). Na R ocorre agregação dos indivíduos até 14m, com repulsão destes agregados a distâncias maiores que 36m (Figura 4).

Houve variação tanto espacial quanto temporal no padrão espacial dos indivíduos grandes (DAS maiores de 1cm). Nas TB não há autocorrelação espacial em nenhuma das amostragens (Figura 6). Entretanto, na TB1b os indivíduos são encontrados em grupos em t_0 e t_1 (até 14m) e o padrão se modificou para aleatório em t_2 . Como o padrão geral encontrado, na SM os indivíduos grandes estão agrupados no espaço a pequenas distâncias (até 14m) em todas as amostragens (Figura 6). Na SM2 (a e b) houve repulsão destas agregações a mais de 36m. No entanto, na SM1 (a) foi encontrado autocorrelação positiva. Na SM1b os indivíduos estão distribuídos aleatoriamente em todas as distâncias amostradas. Na R são encontradas agregações de indivíduos até 14m de distância com repulsão destes agregados a distâncias maiores que 36m (Figura 4).

As formas de crescimento diferiram pouco entre si quanto a distribuição. No entanto, as principais diferenças ainda estão relacionadas às altitudes. Indivíduos eretos estão distribuídos aleatoriamente na TB, com repulsão das agregações a maiores distâncias (Figura 7). Na TB1b o padrão é diferente temporalmente. Em t_1 são encontradas agregações a até 14m com repulsão acima desta distância. Em t_2 os indivíduos não estão agregados, mas há repulsão dos indivíduos como em t_1 . Na SM a distribuição dos indivíduos eretos é agregada no espaço (até 14m), podendo haver repulsão a distâncias maiores (Figura 7). Na parcela SM1b o padrão espacial é aleatório.

Os indivíduos prostrados da TB estão distribuídos aleatoriamente na parcela, com repulsão a distâncias superiores a 36m. Entretanto, há mudança do padrão com o tempo, sendo encontrado padrão agregado na TB1b em t_1 . Na SM há variação entre as parcelas quanto ao modo de distribuição dos indivíduos. Os indivíduos prostrados estão agregados na SM2 (Figura 8). Na SM1 o padrão espacial encontrado foi

aleatório. Ao longo do tempo o padrão encontrado foi o mesmo. Na R tanto indivíduos prostrados quanto eretos estão agrupados no espaço (Figura 4).

Há grande variação na inclinação das parcelas entre altitudes. Na SM são encontrados os maiores valores de inclinação (Figura 9). Apesar dessas diferenças, em geral, essa variável não explica a distribuição da densidade dos indivíduos. A correlação da densidade de indivíduos com a inclinação só foi encontrada para indivíduos grandes e eretos localizados na TB1. Quanto maior a inclinação da sub-parcela maior o número de indivíduos grandes (TB1a - $r_0 = 0,264$; $p_0 = 0,005$; $r_1 = 0,233$; $p_1 = 0,02$; TB1b - $r_0 = 0,239$; $p_0 = 0,03$; $r_1 = 0,348$; $p_1 = 0,004$; $r_2 = 0,289$; $p_2 = 0,02$). O mesmo foi encontrado para os indivíduos eretos na TB1 (TB1a em t_2 $r = 0,223$; $p = 0,03$; TB1b - $r_1 = 0,257$; $p_1 = 0,04$; $r_2 = 0,297$; $p_2 = 0,021$).

A luminosidade foi semelhante entre altitudes e também não apresentou correlação com a densidade de indivíduos (Figura 10). Foi encontrada correlação positiva da densidade com a luz disponível no sub-dossel para SM1 ($r = 0,393$ e $p = 0,03$). Mesmo separando os indivíduos em tamanho ou forma de crescimento a relação persiste (Pequenos - $r = 0,366$ $p = 0,03$; Grandes - $r = 0,399$ $p = 0,03$; Eretos - $r = 0,384$ $p = 0,03$; Prostrados - $r = 0,392$ $p = 0,03$).

Discussão

Houve grande variação de densidade de indivíduos com a altitude. Em áreas mais baixas (R e TB) foram encontrados mais indivíduos comparado a áreas mais altas (SM e M). Nas parcelas amostradas na Floresta Montana não foram encontrados indivíduos de *Psychotria nuda*, como esperado segundo levantamento florístico realizado por Lacerda (2001). Ocorre uma diminuição da densidade com o aumento da altitude. Essa variação na densidade pode indicar uma especialização desta espécie em altitudes menores. Outras espécies de *Psychotria* demonstraram a mesma preferência em relação a altitudes menores (Kinupp & Magnusson 2005).

Dentro da mesma altitude pode haver variação na distribuição das características abióticas (Clark *et al.* 1998, Barot *et al.* 1999, Enoki & Abe 2004). Com isso também pode haver preferência das plantas a determinados locais dentro de um

hábitat (Clark *et al.* 1998, Itoh *et al.* 2003). Na SM e R esse pode ser o caso, uma vez que houve agregação dos indivíduos nas parcelas. A agregação é um padrão de distribuição muito encontrado em várias espécies vegetais (Condit *et al.* 2000, Yamada *et al.* 2000, Fonseca *et al.* 2004, Kostrakiercicz 2008). As características físicas dos ambientes estudados podem ter favorecido a distribuição espacial encontrada. As áreas amostradas na Floresta Sub-Montana apresentam grandes variações de inclinação (Alves *et al.* 2010). Neste local os indivíduos podem se concentrar em áreas mais planas, onde pode ocorrer maior acúmulo de água e nutrientes. A floresta de restinga estudada apresenta locais que sofrem inundações em parte do ano (Santos *et al.* 1998). A inundação pode influenciar a mortalidade e a densidade de indivíduos (Marques *et al.* 2009). Dessa forma, áreas que permanecem inundadas por menos tempo podem concentrar um maior número de indivíduos de *Psychotria nuda*.

O padrão agregado não foi encontrado nas populações das Florestas de Terras Baixas. Esta altitude apresenta alta densidade de indivíduos distribuída por toda a parcela. Provavelmente, a agregação pode ocorrer em uma escala maior que a escala utilizada neste trabalho. Adicionalmente, na TB a variação na inclinação dentro da parcela é menor, se comparado aos valores encontrados na SM. Deste modo, os ambientes existentes na TB podem ser mais homogêneos, favorecendo a ocorrência dos indivíduos por toda a área estudada.

A variação do padrão espacial ao longo do tempo é pequena. A constância temporal pode ocorrer pela rápida substituição de indivíduos. As taxas de mortalidade e recrutamento foram semelhantes entre altitudes e dentro da mesma altitude, além de não haver variação temporal (Capítulo 3). *Psychotria nuda* é uma espécie que apresenta propagação vegetativa (Capítulo 1). Essa característica pode favorecer a substituição rápida de indivíduos pelo recrutamento resultante da fragmentação dos rametas.

As características ambientais relacionadas a altitude influenciam mais o padrão espacial encontrado que o tamanho dos indivíduos. Tanto indivíduos de tamanho pequeno quanto os grandes apresentaram padrão espacial muito semelhante ao padrão geral encontrado em cada altitude, com agregação na SM e padrão aleatório

na TB. Esse padrão é distinto do encontrado para outras espécies cuja distribuição dos jovens é mais agregada, comparada aos adultos (Gibson & Menges 1994, Barot *et al.* 1999, Fonseca *et al.* 2004). Entretanto, padrão semelhante entre as classes de tamanho também é encontrado para outras espécies (Marques & Joly 2000), indicando diferentes fases do desenvolvimento podem apresentar preferências semelhantes quanto ao hábitat.

As formas de crescimento tiveram padrão espacial semelhante, mais semelhante ao padrão geral encontrado, com pouca variação temporal. O padrão espacial agregado era esperado para os indivíduos na forma de crescimento prostrados. Espécies com crescimento clonal tipicamente encontram-se distribuídos dessa maneira no espaço (Edwards 1984, Hutchings 1997, Kostrakiercicz 2008). Com a presença de propagação vegetativa às plantas podem explorar melhor o ambiente em busca dos recursos disponíveis (de Kroon & Hutchings 1995). Com a fragmentação dos rametas é possível ampliar a distribuição dos indivíduos, diminuindo a agregação no espaço a pequenas distâncias. A agregação poderia ser encontrada em escalas maiores. Contudo, esse padrão seria limitado pelas características ambientais, mantendo as principais diferenças entre altitudes.

Na escala deste estudo, a inclinação e a luminosidade não determinaram o padrão de distribuição de *Psychotria nuda*. Apesar de várias espécies responderem a variações de luz e de topografia (Amezquita 1998, Clark *et al.* 1998, Svenning 2000, Itoh *et al.* 2003, Matlaga & Horvitz 2009), neste trabalho a inclinação e a luminosidade devem influenciar mais a densidade de indivíduos e a frequência das formas de crescimento do que o padrão de distribuição destes indivíduos. A disponibilidade de luz pode afetar a sobrevivência das formas de crescimento e conseqüentemente a frequência dessas formas (Matlaga & Horvitz 2009). Isso aumentaria a amplitude de ambientes que a espécie pode ocorrer, mas poderia restringir cada forma de crescimento a determinados hábitats (Matlaga & Horvitz 2009).

Referências bibliográficas

- Almeida, E. M. & Alves, M. A. S. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 14:335-346.
- Alves, L. F.; Vieira, S. A.; Scaranello, M. A.; Camargo, P. B.; Santos, F. A. M.; Joly, C. A. & Martinelli, L. A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260:679-691.
- Amezquita, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a Tropical Understory Shrub. *Biotropica* 30:126-129.
- Barot, S.; Gignoux, J. & Menaut, J. C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80:1987-2005.
- Basnet, K. 1992. Effect of Topography on the Pattern of Trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) Dominated Rain Forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24:31-42
- Castro, C. C. & Araújo, A. C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 244:131-139.
- CIIAGRO 2003. www.ciiagro.sp.gov.br/ciiagroonline/ - Consulta ao site dia 06 de maio de 2010.
- Clark, D. B.; Clark, D. A. & Read, J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86:101-112.
- Condit, R. Ashton, P. S.; Baker, P.; Bunyavejchewin, S.; Gunatilleke, S.; Gunatilleke, N.; Hubbell, S. P.; Foster, R. B.; Itoh, A.; LaFrankie, J. V.; Lee, H. S.; Losos, E.;

- Manokaran, N.; Sukumar, R. & Yamakura, T. 2000. Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species. *Science* 288:1414-1418.
- Edwards, J. 1984. Spatial Pattern and Clone Structure of the Perennial Herb, *Aralia nudicaulis* L. (Araliaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 111:28-33
- Enoki, T. & Abe, A. 2004. Saplings distribution in relation to topography and canopy openness in an evergreen broad-leaved forest. *Plant Ecology* 173:283-291.
- Fonseca, M. G.; Martini, A. M. Z. & Santos F. A. M. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science* 15:41-48.
- Fowler, N. L. (1988). What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69:947-961.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gibson, D. J. & Menges, E. S. 1994. Population Structure and Spatial Pattern in the Dioecious Shrub *Ceratiola ericoides*. *Journal of Vegetation Science* 5:337-346
- Hutchings, M. J. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. *In: Plant Ecology* (Crawley M. J.) Blackwell Scientific Publications.
- Itoh, A.; Yamakura, T.; Ohkubo, T.; Kanzaki, M.; Palmiotto, P. A.; LaFrankie, J. V.; Ashton, P. S. & Lee, H. S. 2003. Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research* 18:307-320.
- Joly, A. B. 1979. *Botânica: introdução à taxonomia*. 5ª.ed. Editora Nacional.

- Kinupp, V. F. & Magnusson, W. E. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21:363-374.
- Kostrakiercicz, K. 2008. Population structure of a clonal endangered plant species *Iris sibirica* L. in different habitat conditions. *Polish Journal of Ecology* 56:581-592.
- de Kroon, H. & Hutchings, M. J. 1995. Morphological Plasticity in Clonal Plants: The Foraging Concept Reconsidered. *The Journal of Ecology* 83:143-152.
- Lacerda, M. S. 2001. Composição Florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Tese de Doutorado. UNICAMP. 136p.
- Lombardi, J. A. & Gonçalves, M. 2000. Composição florística de dois remanescentes de Mata Atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23:255-282.
- Marques, M.C.M. & Joly, C.A. 2000. Estrutura e dinâmica de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23:107-112.
- Marques, M. C. M.; Burslem, D. F. R. P.; Brites, R. M. & Silva, S. M. 2009. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. *Plant Ecology and Diversity* 2:57-64
- Matlaga, D. P. & Horvitz, C. C. 2009. Growth and survival across a gap – understory gradient: contrast in performance of sexually vs. clonally produced offspring. *American Journal of Botany* 96:439-447.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37:17-23.
- Okuda, T.; Kachi, N.; Yap, S. K. & Manokaran, N. 1997. Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest – implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecology* 131:155-171.

- PCD/CPTEC/INPE 2010. Plataforma de Coleta de Dados, CPTEC, INPE. http://satelite.cptec.inpe.br/PCD/historico/consulta_pcda.jsp - Consulta ao site dia 27 de maio de 2010.
- Quinn, G. P. & Keough, M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. 1st edition. Cambridge University press.
- Rosenberg, M. S. 2004. PASSAGE. Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 1.1
- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L. P. C. 2003. Phenology of understory Rubiaceae in the Atlantic forest, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 26:299-309.
- Sanchez, M.; Pedroni, F.; Leitão-Filho, H. F & Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista brasileira de Botânica* 22:31-42.
- Santos, F. A. M. Mapa. 2001. Departamento de Botânica, IB, UNICAMP.
- Santos, F.A.M.; Pedroni, F.; Alves, L. F. & Sanchez, M. 1998. Structure and dynamics of tree species of the Atlantic forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 70:873-880.
- Schellner, R. A.; Newell, S. J. & Solbrig, O. T. 1982. Studies on the Population Biology of the Genus *Viola*: IV. Spatial Pattern of Ramets and Seedlings in Three Stoloniferous. *Journal of Ecology* 70:273-290
- Stoll, P. & Bergius, E. 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* 93:395-403.
- Svenning, J. C. 2000. Small Canopy Gaps Influence Plant Distributions in the Rain Forest Understory. *Biotropica* 32:252-261.

- Woodson Jr., R. E.; Schery, R. W. & Dwyer, J. D. 1980. Flora of Panama. Parte IX. Family 179. Rubiaceae, Parte 2. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67:257-522.
- Wright, S. J.; Muller-Landau, H. C.; Condit, R. & Hubbell, S. P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84:3174–3185.
- Yamada, T.; Itoh, A. Kanzaki, M. Yamakura, T. Suzuki, E. & Ashton, P. S. 2000. Local and geographical distributions for a tropical tree genus, *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far East. *Plant Ecology* 148:23-30.

Tabela 1: Porcentagem de indivíduos *Psychotria nuda* (com relação ao total) e número de indivíduos por parcela (0,5ha), e média de indivíduos por sub-parcela (0,1ha) para t₀, t₁ e t₂, Núcleo de Picinguaba e Santa Virgínia, Ubatuba, SP.

Parcelas	t ₀	t ₁		t ₂			
		Porcentagem (N de indivíduos)	Média	Porcentagem (N de indivíduos)	Média	Porcentagem (N de indivíduos)	Média
SM	1	3,5 (94)	1,9 ± 3,7	3,6 (101)	2,0 ± 4,6	3,1 (101)	2,0 ± 4,6
	2	7,7 (209)	4,2 ± 5,1	7,5 (208)	4,1 ± 5,0	7,0 (228)	4,6 ± 6,0
Sub-total		11,2 (303)		11,1 (309)		10,1 (329)	
TB	1	56,7 (1534)	30,7 ± 35,1	57,1 (1589)	31,8 ± 36,2	49,4 (1610)	32,2 ± 35,0
	2	32,1 (868)	17,3 ± 19,2	31,8 (886)	17,7 ± 20,1	27,9 (910)	18,2 ± 19,9
Sub-total		88,8 (2402)		88,9 (2475)		77,3 (2520)	
R	1	-	-	-	-	12,6 (411)	16,44 ± 23,77
M	1	-	-	-	-	0	0
	2	-	-	-	-	0	0
TT		2705		2784		3260	

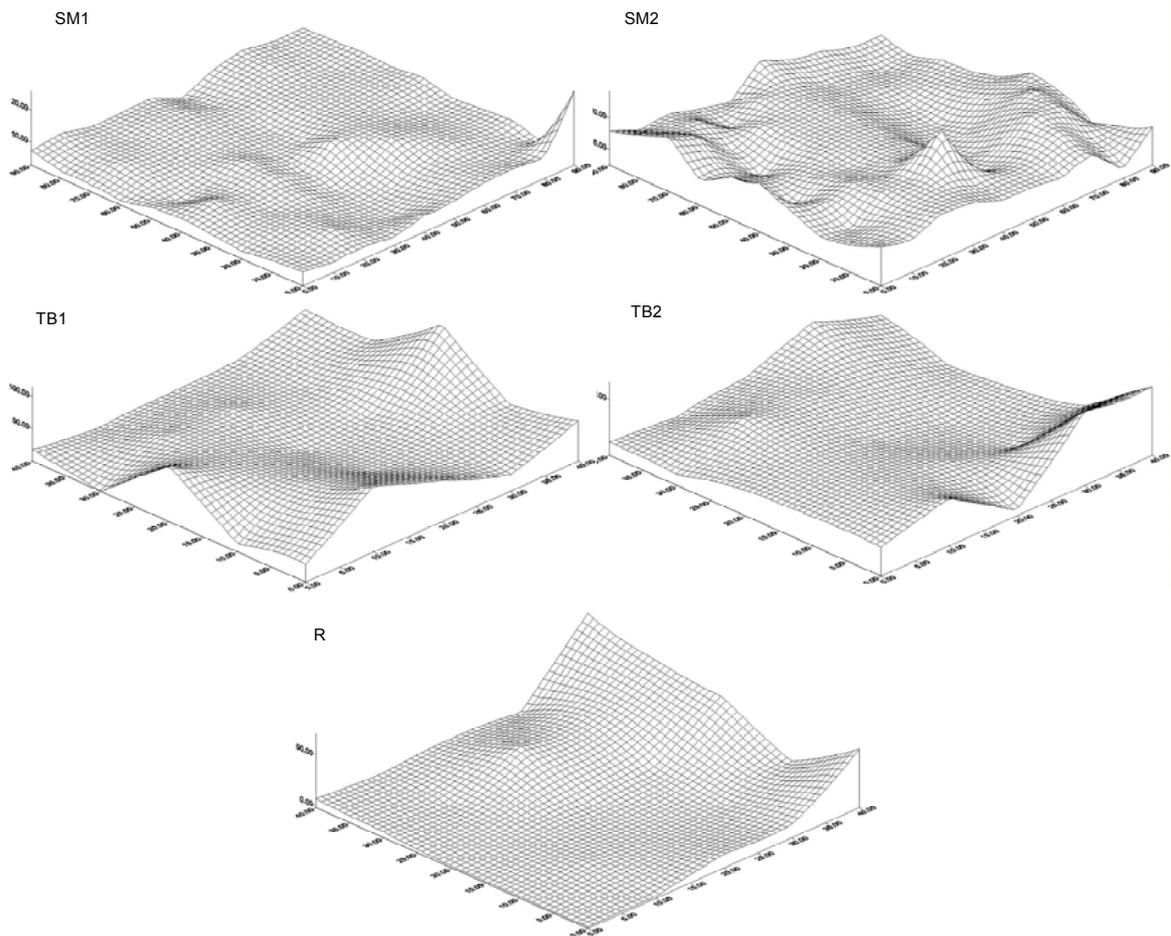


Figura 1. Mapas de superfície do número de indivíduos com tamanho inferior a 1 cm de DAS de *Psychotria nuda* em 25 sub-parcelas de 10 x 10m (0,25ha) na SM e TB na amostragem t_0 , e R na amostragem t_2 no Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP

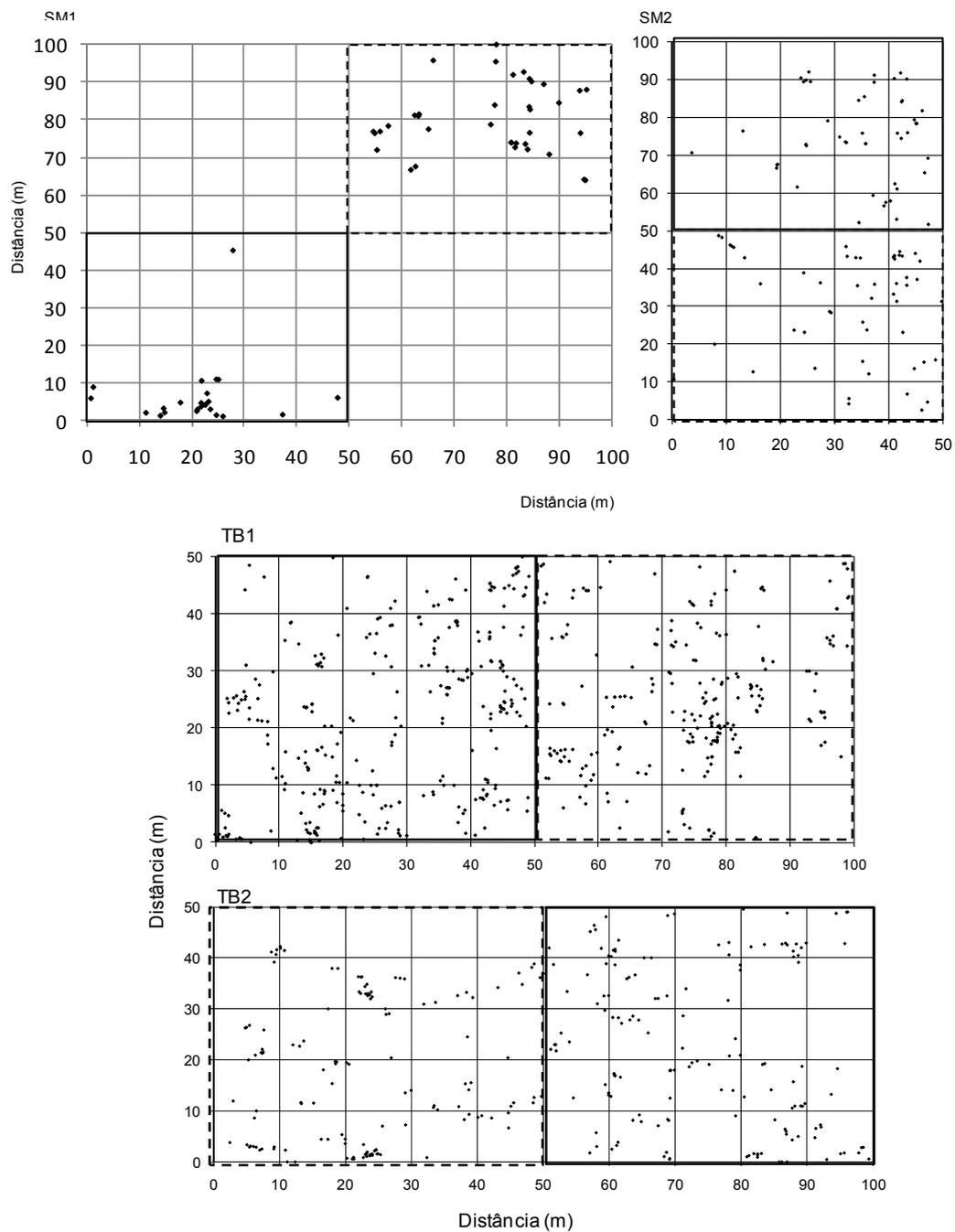


Figura 2. Mapa com a posição dos indivíduos de *Psychotria nuda* com tamanho superior a 1 cm de DAS da TB e SM (sub-parcelas de 10 x 10m) na amostragem t_2 no Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP. Destacado as quatro parcelas de 0,25ha amostradas em cada altitude. Em negrito referem-se às parcelas “a” e tracejado referem-se às parcelas “b”.

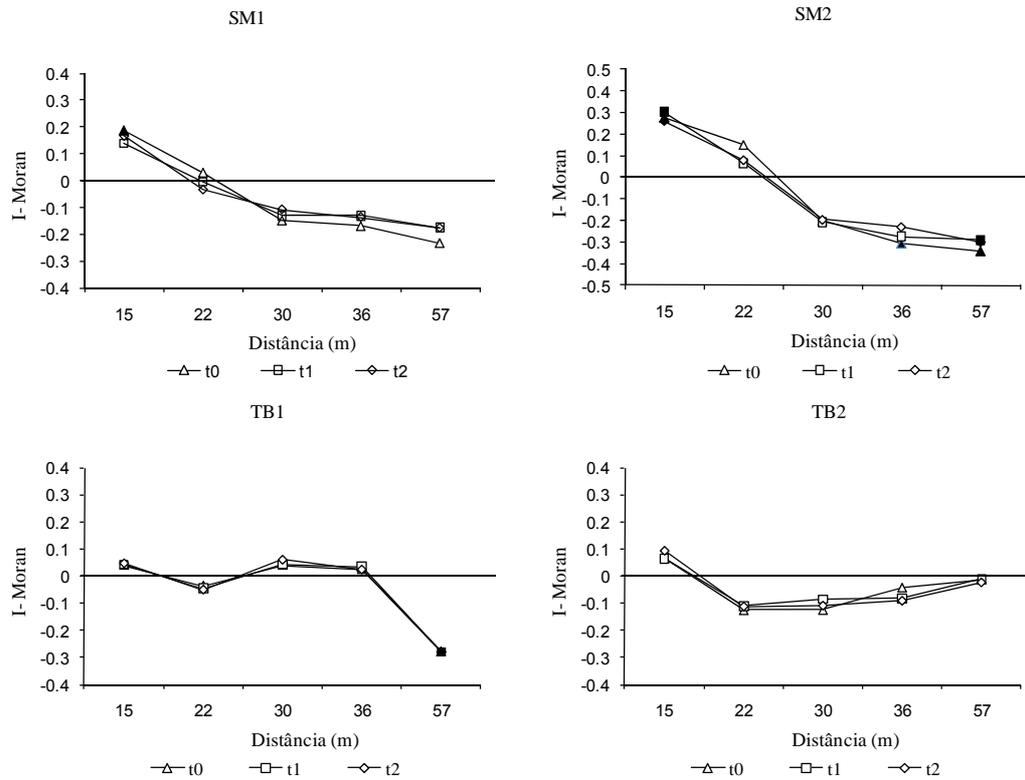


Figura 3. Correlograma espacial do número de indivíduos de *Psychotria nuda* da SM e TB nas três amostragens no Núcleo de Pinguaba, Ubatuba, SP. Os símbolos preenchidos indicam valores significativos do I-Moran a 5% e os símbolos em branco, valores não significativos.

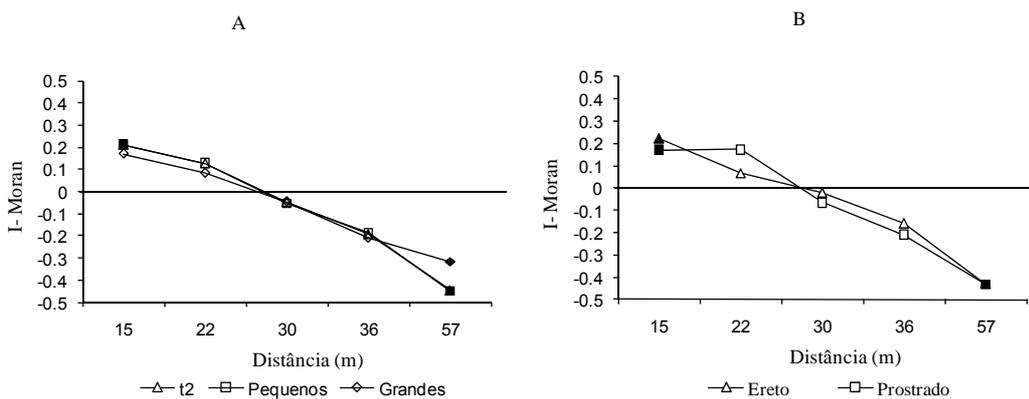


Figura 4. Correlograma espacial do número de indivíduos de *Psychotria nuda* da R no Núcleo de Pinguaba, Ubatuba, SP. Os símbolos preenchidos indicam valores significativos do I-Moran a 5% e os símbolos em branco, valores não significativos.

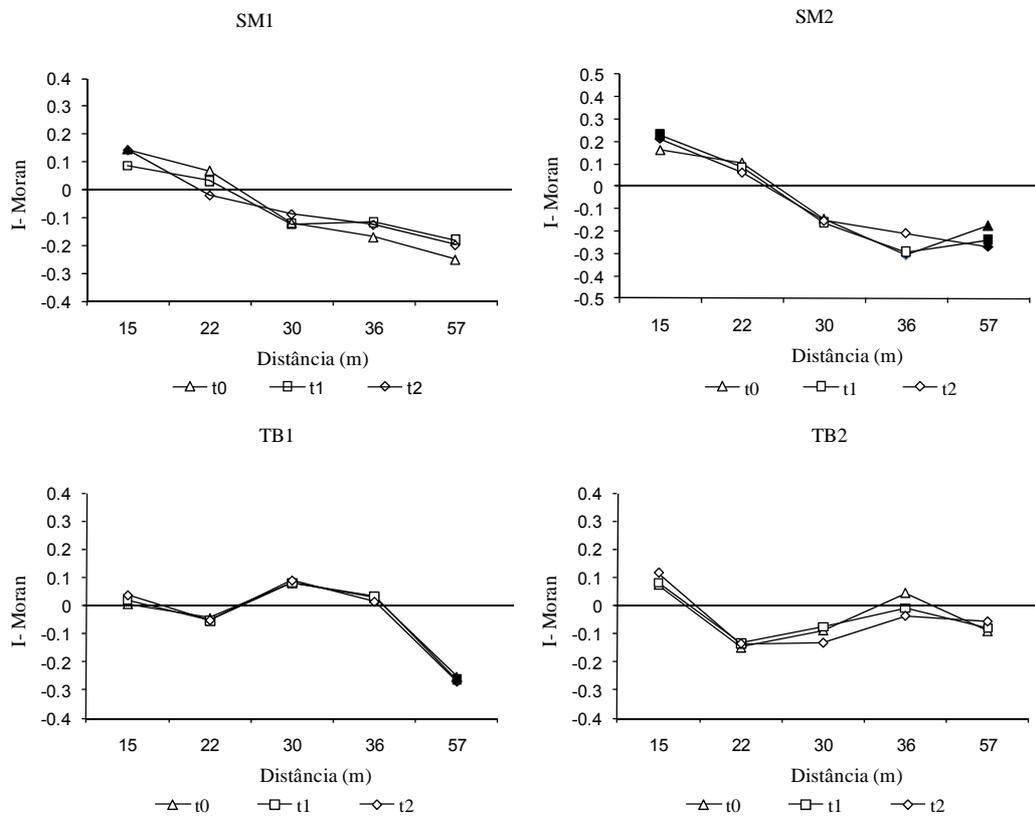


Figura 5. Correlograma espacial do número de indivíduos de *Psychotria nuda* com tamanho inferior a 1 cm de DAS da SM e TB nas três amostragens no Núcleo de Pinguaba, Ubatuba, SP. Os símbolos preenchidos indicam valores significativos do I-Moran a 5% e os símbolos em branco, valores não significativos.

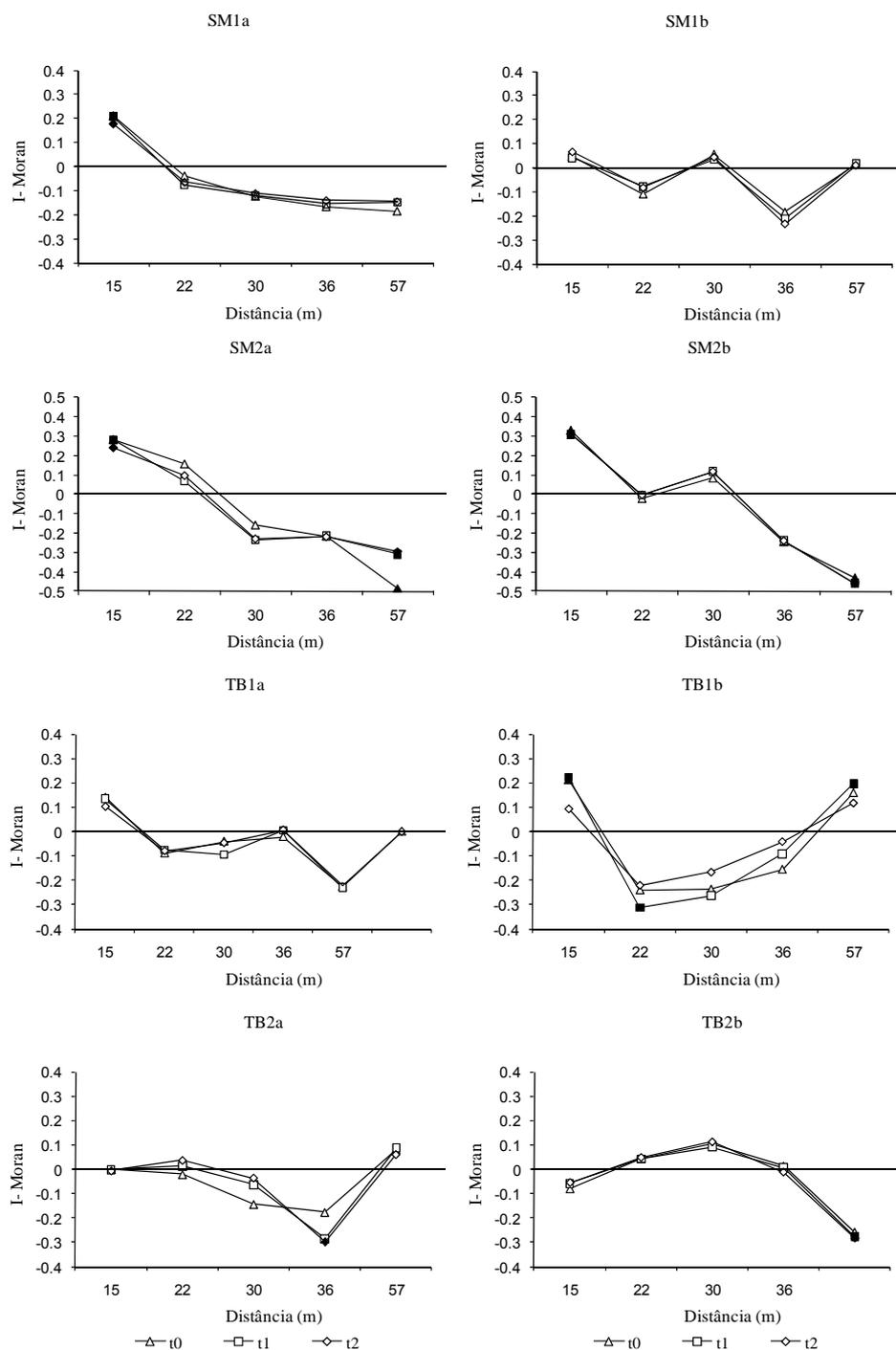


Figura 6. Correlograma espacial do número de indivíduos de *Psychotria nuda* com tamanho superiores a 1 cm de DAS da SM e TB nas três amostragens, Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP. Os símbolos preenchidos indicam valores significativos do I-Moran a 5% e os símbolos em branco, valores não significativos.

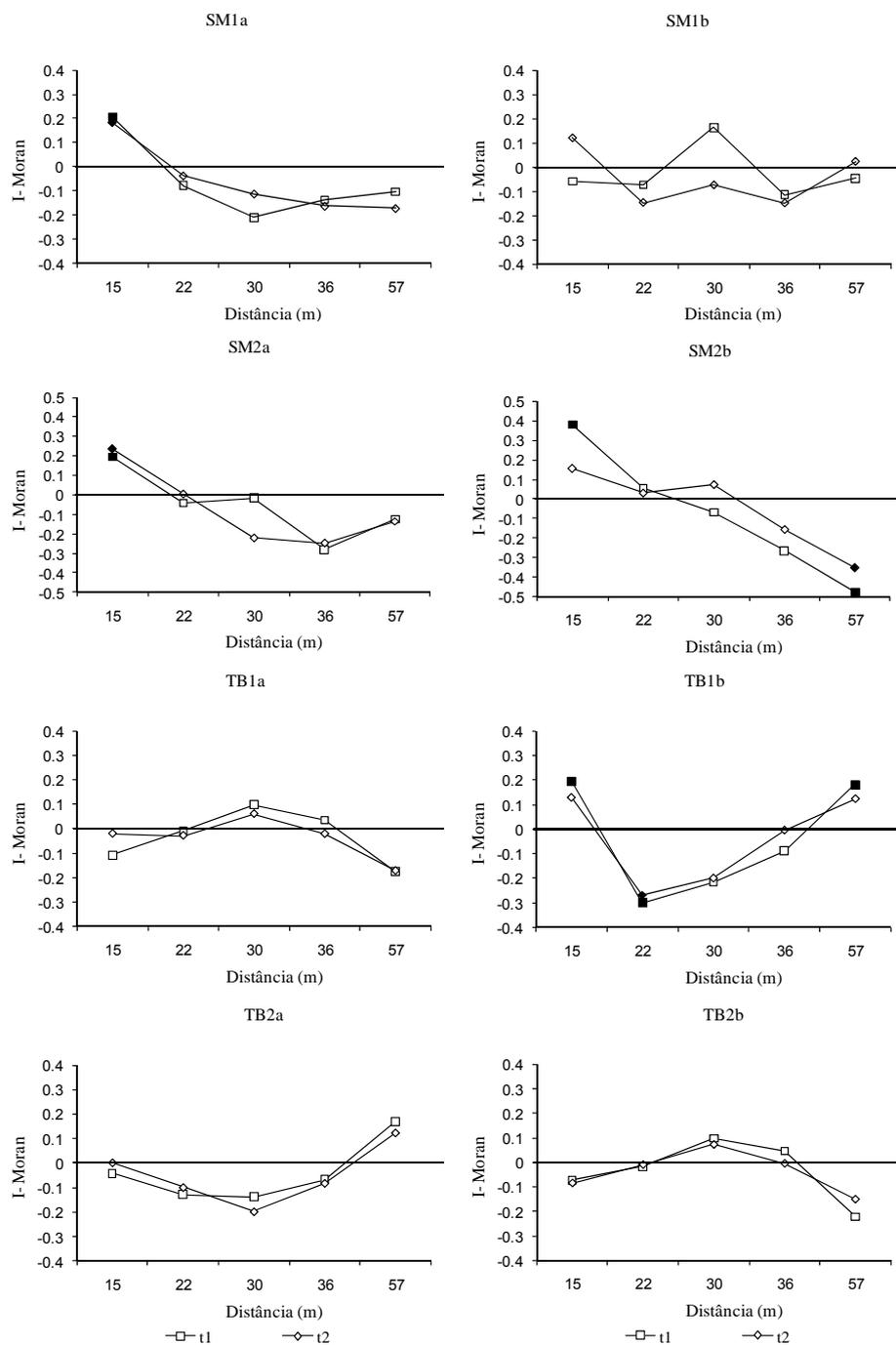


Figura 7. Correlograma espacial do número de indivíduos de *Psychotria nuda* eretos da SM e TB nas duas amostragens no Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP. Os símbolos preenchidos indicam valores significativos do I-Moran a 5% e os símbolos em branco, valores não significativos.

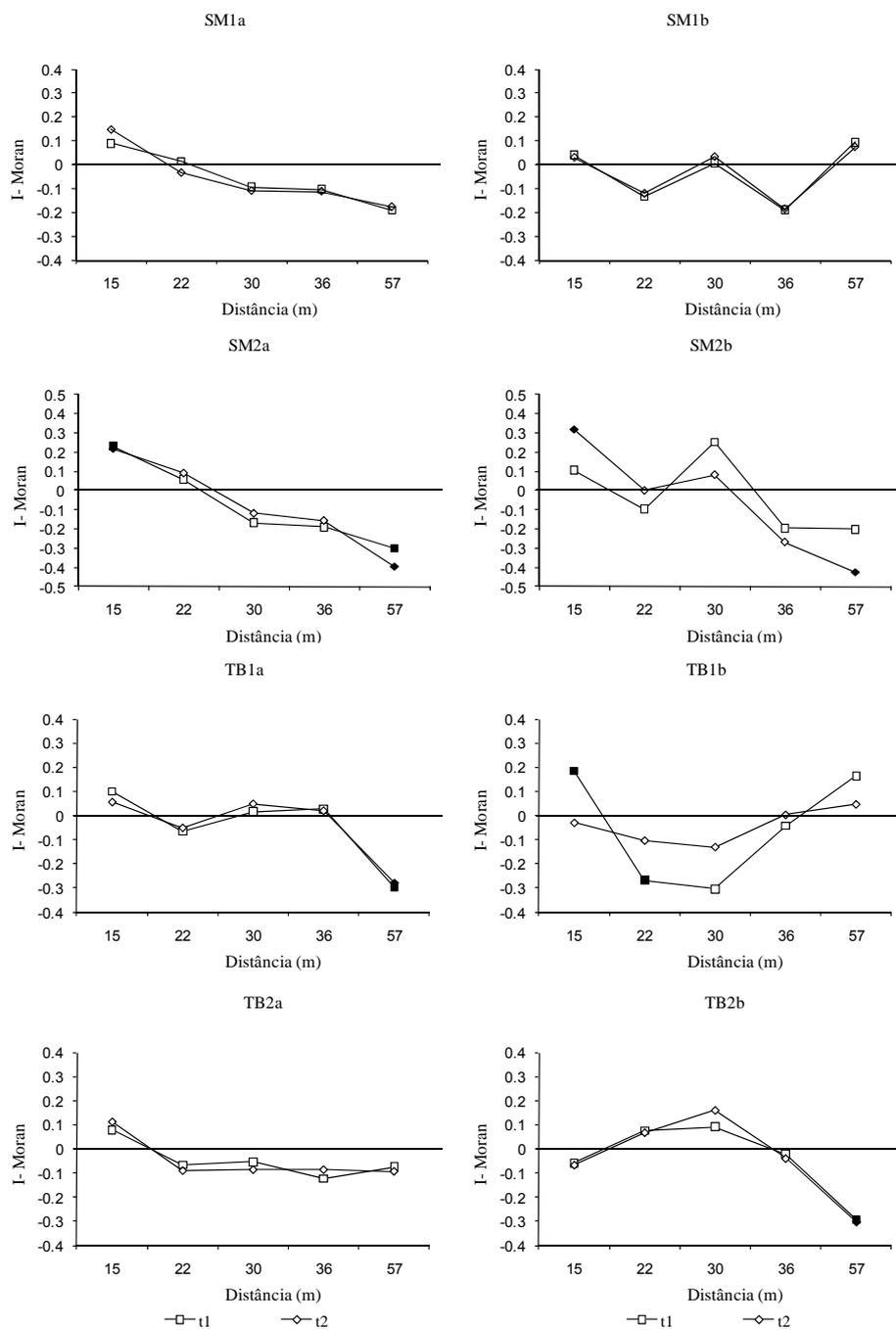


Figura 8. Correlograma espacial do número de indivíduos de *Psychotria nuda* prostrados da SM e TB nas duas amostragens no Núcleo de Pinguaba, Ubatuba, SP. Os símbolos preenchidos indicam valores significativos do I-Moran a 5% e os símbolos em branco, valores não significativos.

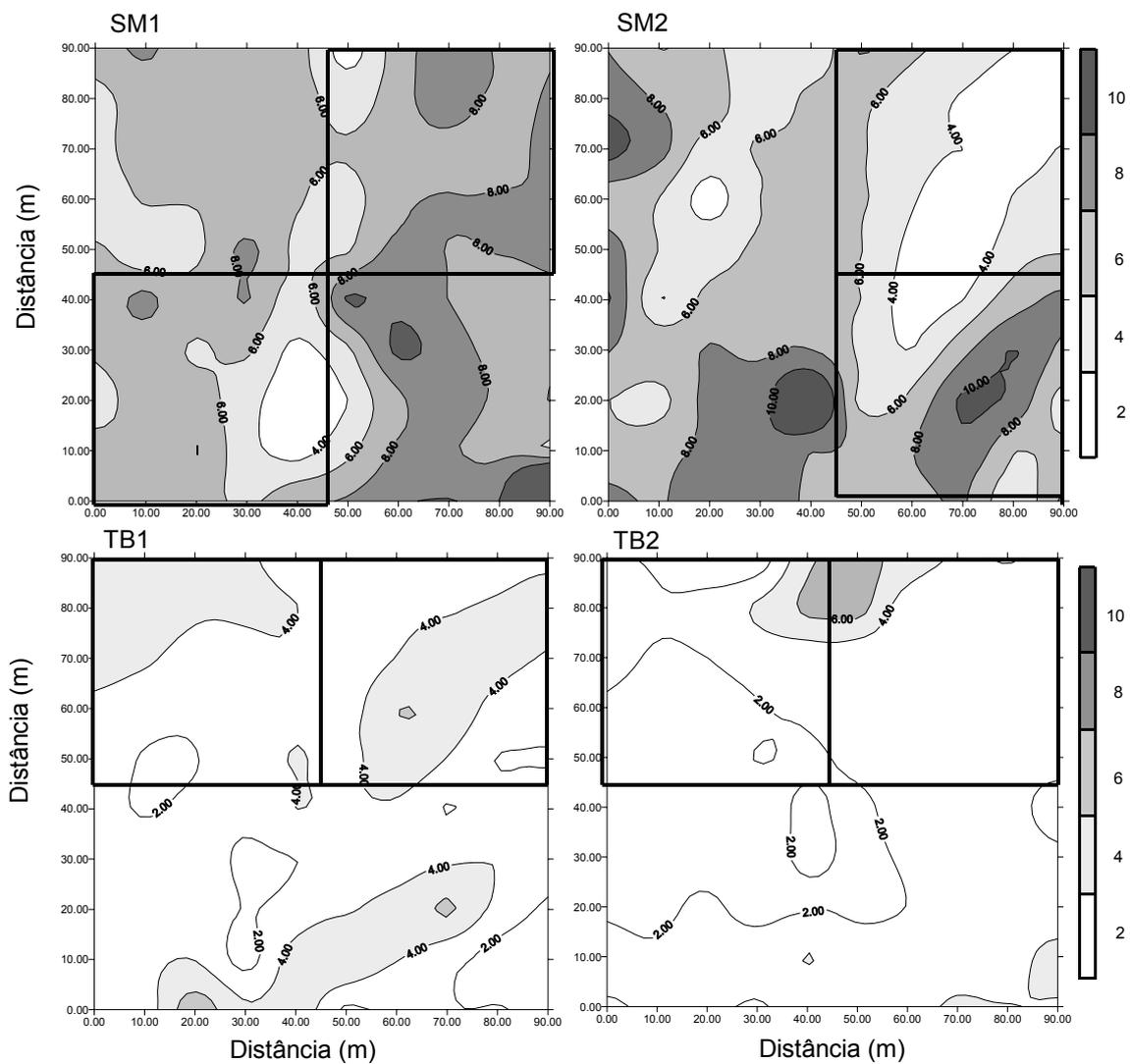


Figura 9. Mapa de contorno da topografia na SM (SM1 e SM2) e na TB (TB1 e TB2) e no núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP. Mapa referente a parcela de 1ha montada pelo projeto Biota Gradiente Funcional. Em **negrito** destacadas as parcelas de 0,25ha que foram amostradas.

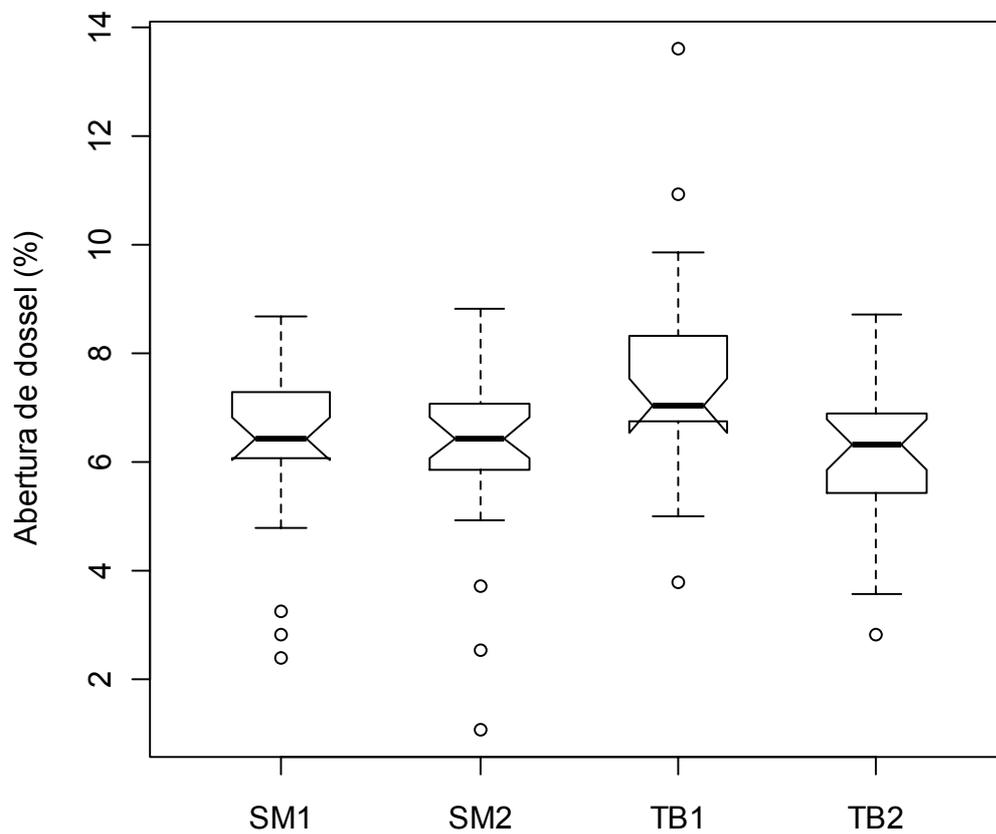


Figura 10. Abertura de dossel das parcelas localizadas na Sub-Montana (SM) e Terras Baixas (TB), Núcleo de Picinguaba, Ubatuba, SP. O retângulo representa distribuição de 50% dos dados com marcação da mediana e do intervalo de confiança. Os símbolos fora do retângulo representam valores maiores que incluídos na área do retângulo.

Capítulo 3*

* Artigo apresentado em forma de nota.

Relação entre classes de diâmetro e crescimento individual de *Psychotria nuda* (Rubiaceae) na Floresta Ombrófila Densa

Christiane E. Corrêa¹ & Flavio A. M. dos Santos²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, Brasil, correa.ce@gmail.com

² Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, Brasil, fsantos@unicamp.br

Uma planta ao crescer precisa investir tanto em estruturas de sustentação quanto em estruturas de fotossíntese (King 1996). Além disso, acrescentam-se outras limitações impostas ao crescimento relacionadas aos habitats, como variações na disponibilidade de luz e de nutrientes no solo (Denslow *et al.* 1990).

Devido a essas limitações ao crescimento é possível esperar respostas diferentes dos indivíduos em uma população, uma vez que ao longo do ciclo de vida os indivíduos requerem recursos distintos. Desse modo, diferentes classes de tamanho ou fases do desenvolvimento podem variar quanto às taxas de crescimento individual (Condit *et al.* 1999, Davies 2001). Comumente, indivíduos de tamanho maior (diâmetro) teriam maior taxa de crescimento individual (Clark & Clark 1999, Davies 2001). Entretanto, essa relação pode variar entre espécies tropicais (Clark & Clark 1999, Condit *et al.* 1999).

O objetivo desse trabalho foi verificar se há relação entre o crescimento individual e diâmetro a altura da base de uma espécie arbustiva, *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra, em populações localizadas em duas altitudes. Além disso, verificar se o crescimento estaria relacionado a características abióticas como inclinação do terreno e luminosidade. A expectativa é que a taxa de crescimento

individual aumente com o diâmetro do indivíduo, como previsão da literatura e que as maiores taxas de crescimento estejam relacionadas as áreas de maiores aberturas de dossel, onde maior luminosidade estaria atingindo o sub-bosque.

O estudo foi desenvolvido em duas áreas de Floresta Ombrófila Densa do Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba. As parcelas selecionadas para este estudo foram estabelecidas pelo Projeto Temático “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (Processo nº03/12595-7). Foram estabelecidas duas parcelas de 0,5 ha, cada parcela com 50 sub-parcelas de 10 X 10m, na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (parcelas TB1 – 46 m de altitude e TB2 – 73 m de altitude) e na Floresta Ombrófila Densa Submontana (parcelas SM1 – 350 m de altitude e SM2 – 375 m de altitude), chamadas a partir deste momento de TB e SM, respectivamente. Indivíduos abaixo de 1 cm de diâmetro na altura da base foram amostrados utilizando 0,25 ha em cada parcela.

Todos os indivíduos, acima de 0.15 cm de diâmetro a altura do solo, foram marcados e tiveram medidos o diâmetro a altura do solo (DAS). Para obtenção das medidas ao longo do tempo foram realizadas três amostragens: t_0 - período de agosto de 2006 a março 2007, t_1 - período de agosto de 2007 a março 2008 e t_2 - período de agosto de 2008 a março 2009.

Para verificar a forma da distribuição da taxa de crescimento e determinar o melhor modelo a ser utilizado para ajustar a essa distribuição foi feita uma análise de regressão utilizando a função `lm` do pacote `stats` do programa R (<http://www.r-project.org>). A inclinação da reta foi utilizada como taxa de crescimento para indicar qual modelo de crescimento a espécie segue.

Para sub-parcela nas duas altitudes foram calculados valores médios da taxa de crescimento por sub-parcela. Para verificar se existe correlação entre crescimento e características ambientais (inclinação e índice de abertura de dossel) foram realizadas correlações de Pearson com a função `cor.test` do pacote `stats` no programa R (R Development Core Team). Os dados de topografia foram disponibilizados pelo Projeto Temático citado acima. A inclinação foi obtida com o cálculo da diferença entre

os maiores e menores valores de altitude para cada sub-parcela. Os dados de luminosidade foram obtidos utilizando fotografias hemisféricas no ano de 2008 (t_2). No centro de cada sub-parcela foi obtida uma fotografia hemisférica com uma câmera digital Nikon Coolpix a 1,30 m do solo no início da manhã e final da tarde. Com as fotografias foram calculadas a porcentagem de abertura do dossel com o programa Gap Light Analyser (Frazer *et al.* 1999).

A comparação da taxa de crescimento entre as áreas foi feita com o cálculo da diferença absoluta das medianas do crescimento de cada altitude. A taxa de crescimento foi calculada a partir da diferença das medidas de DAS entre os anos. A diferença absoluta das medianas foi comparada a um valor de diferenças esperado ao acaso calculado 1000 vezes, por meio de aleatorizações (Monte Carlo) (Manly 1996). Foi utilizada a função “sample” utilizando o programa R (<http://www.r-project.org>).

O crescimento em diâmetro dos indivíduos de *Psychotria nuda* foi muito lento, próximo a zero, mesmo comparando as diferentes classes de diâmetros dos indivíduos (Figura 1). Não houve um investimento maior em crescimento de determinado diâmetro. O tamanho em diâmetro dos indivíduos ao longo do tempo variou pouco, uma vez que o ajuste obtido com a regressão foi alto e a inclinação próxima a 1 ($a_{t_0-t_2} = 0,031 (\pm 0,005)$; $b_{t_0-t_2} = 0,99 (\pm 0,004)$; $p_{t_0-t_2} < 0,001$, $r^2_{t_0-t_2} = 0,96$). As variações na abertura de dossel e na inclinação do terreno não estavam correlacionadas à taxa de crescimento em diâmetro ao longo do tempo (Tabela 1).

Os indivíduos com valores mais extremos das taxas de crescimento em diâmetro representam menos de 5% do total amostrado. Embora sem a relação entre taxa de crescimento e inclinação do terreno, freqüentemente esses indivíduos com valores extremos ocuparam locais de menor inclinação do terreno (em torno de 3m). O crescimento negativo ocorre por duas razões em *Psychotria nuda*: devido a diminuição do diâmetro e pela fragmentação dos rametas.

O crescimento variou pouco entre altitudes e nos intervalos de tempo estudados (Figura 1). Apenas no intervalo de tempo entre t_2-t_1 , a taxa de crescimento foi maior na SM comparado ao crescimento dos indivíduos na TB (Tabela 2).

Crescimento lento é comum em espécies de sub-bosque (Lieberman & Lieberman 1987, Condit *et al.* 1999). Entretanto, o crescimento médio anual em diâmetro (cm) registrado neste trabalho foi de zero ($\Delta t_1 = 0,0 \pm 0,1$; $\Delta t_2 = 0,0 \pm 0,1$), abaixo do encontrado para espécies de sub-bosque na Costa Rica e no Panamá (0,2cm - Lieberman & Lieberman 1987; 0,5cm – Condit *et al.* 1999). O pequeno investimento no diâmetro pode estar relacionado a estratégias alternativas na aquisição dos recursos, aumentando o número de rametas para ocupação do espaço ou a perda de conexão dos rametas.

Não houve relação entre a taxa de crescimento e o diâmetro, apesar dessa relação ser verdadeira para algumas espécies (Clark & Clark 1999, Davies 2001). Para *P. nuda*, o tempo que indivíduos de diferentes tamanhos levam para crescer é muito semelhante. Dessa forma, não irão existir muitas diferenças no tempo que os indivíduos levarão para mudar de classe de tamanho, por exemplo.

Em estudos de dinâmica de populações freqüentemente os indivíduos são separados com base em classes de tamanho (Moris & Doak 2005, Yamada *et al.* 2007, Capítulo 1). Em espécies cuja diferença de crescimento exista para diferentes tamanhos (Clark & Clark 1999, Davies 2001), é razoável esperar que haja influência nas probabilidades de transição entre classes de tamanho. As transições entre classes de maior taxa de crescimento podem ser mais rápidas por unidade de tempo se comparado com as classes dos indivíduos com menores taxas. Além disso, deve ser considerado que essa relação entre a taxa de crescimento e o diâmetro pode ser variável entre áreas (Condit *et al.* 1999). Dessa forma, ao realizar estudos de dinâmica populacional e comparações entre áreas, as diferenças quanto ao crescimento devem ser levadas em consideração.

A altitude também não influenciou a taxa de crescimento de *Psychotria nuda*. Para outras espécies variações altitudinais modificaram as taxas de crescimento (Bellingham & Tanner 2000, Coomes & Allen 2007). A luminosidade é destacada como uma das principais características ambientais que influencia o crescimento dos indivíduos (Denslow *et al.* 1990, Davies 2001, Brienen *et al.* 2010). Entretanto, essa

variável ambiental foi semelhante entre as duas altitudes estudadas (Capítulo 2). Em outras florestas estudadas as principais diferenças nas taxas de crescimento foram observadas em extremos de luminosidade, como sombreamento e sol intenso (Denslow *et al.* 1990, Brienen *et al.* 2010). Devido a semelhança entre altitudes quanto as características estudadas, é possível que não existam extremos de luminosidade suficientes (1 a 13% de abertura de dossel) que induzam variações nas taxas de crescimento.

Referências bibliográficas

- Bellingham, P. J. & Tanner, E. V. J. 2000. The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a Tropical Montane Forest. *Biotropica* 32:378-384.
- Brienen, R. J. W.; Zuidema, P. A. & Martínez-Ramos, M. 2010. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163:485–496
- Clark, D. A. & Clark, D. B. 1999. Assessing the growth of Tropical Rain Forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9:981-997.
- Coomes, D. A. & Allen, R. B. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* 95:1084-1097.
- Condit, R.; Ashton, P. S.; Manokaran, N.; LaFrankie, J. V.; Hubbell, S. P.; Foster, & Robin, B. 1999. Dynamics of the Forest Communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing Two 50-ha Plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 354:1739-1748.
- Davies, S. J. 2001. Tree Mortality and Growth in 11 Sympatric *Macaranga* Species in Borneo. *Ecology* 82:920-932
- Denslow, J. S.; Schultz, J. C.; Vitousek, P. M. & Strain, B. R. Growth Responses of Tropical Shrubs to Treefall Gap Environments. *Ecology* 71:165-179.

- Frazer, G.W., Canham, C.D., & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- King, D. A. 1996. Allometry and Life History of Tropical Trees. *Journal of Tropical Ecology* 12:25-44.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: Special issue, 347-358.
- Manly, B. F. J. 1996. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. 2nd. Ed. Chapman & Hall.
- Morris, W. F & Doak, D. F. 2005. How general are the determinants of the stochastic population growth rate across nearby sites? *Ecological Monographs* 75:119-137.
- R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Yamada, T.; Zuidema, P. A.; Itoh, A.; Yamakura, T.; Ohkubo, T.; Kanzaki, M.; Tan, S. & Ashton, P S. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology* 95:332–342.

Tabela 1. Correlação de Spearman (ρ) da abertura do dossel e da inclinação com a taxa de crescimento de *Psychotria nuda* em três intervalos de tempo no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba – SP.

		Taxa de Crescimento		
		t_0-t_1	t_2-t_1	t_2-t_0
Abertura de dossel	ρ	0.014	0.051	0.041
	p	0.86	0.52	0.61
Inclinação	ρ	0.083	0.139	0.104
	p	0.30	0.08	0.19

Tabela 2. Mediana da taxa de crescimento em diâmetro (cm.ano⁻¹) de *Psychotria nuda* e o resultado da comparação por diferença de medianas entre duas altitudes (TB e SM) em três intervalos de tempo no Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba – SP.

	t_0-t_1	t_2-t_1	t_2-t_0
TB - mediana	0,008	0,009	0,009
SM – mediana	0,005	0,025	0,013
Dif _{obs}	0,003	0,013	0,004
Dif _{sim} (mediana)	0,003	0,003	0,002
P	0,544	< 0,001	0,184

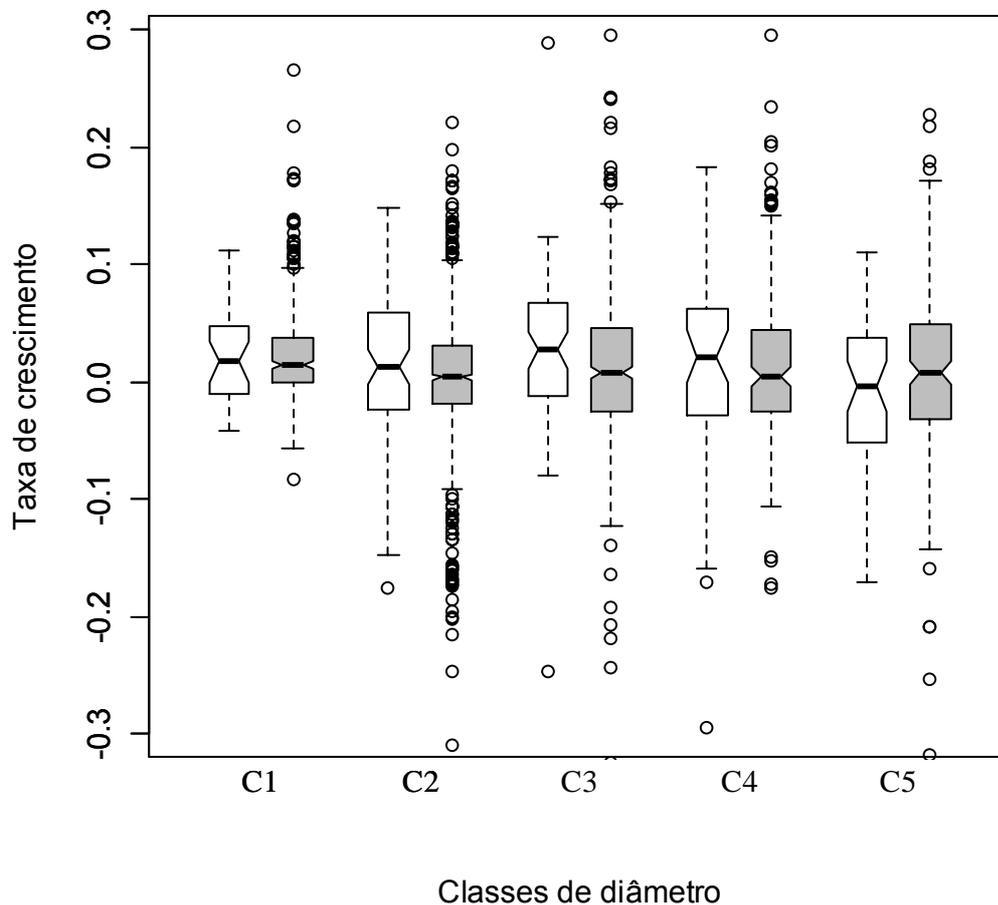


Figura 1. Taxa de crescimento ($\text{cm}\cdot\text{ano}^{-1}$), referente ao intervalo de tempo t_2-t_0 , dos indivíduos de *Psychotria nuda* por classes de diâmetro na Sub-Montana (branco) e Terras Baixas (cinza), Núcleo de Pinguaba, Ubatuba, SP. As classes de diâmetro são: C1 ($\text{DAS} \leq 0,5\text{cm}$), C2 ($0,5\text{cm} < \text{DAS} \leq 1,0\text{cm}$), C3 ($1,0\text{cm} < \text{DAS} \leq 1,5\text{cm}$); C4 ($1,5\text{cm} < \text{DAS} \leq 2,0\text{cm}$) e C5 ($\text{DAS} > 2,0\text{cm}$). O retângulo representa distribuição de 50% dos dados com marcação da mediana e do intervalo de confiança. Os símbolos fora do retângulo representam valores maiores que incluídos na área do retângulo.

Capítulo 4

Dinâmica populacional de *Psychotria nuda* (Rubiaceae) em um gradiente altitudinal na Floresta Ombrófila Densa

Christiane E. Corrêa¹ & Flavio A. M. dos Santos²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, Brasil, correa.ce@gmail.com

² Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, Brasil, fsantos@unicamp.br

Abstract

Many biotic and abiotic factors can regulate population dynamics. These factors can vary between habitats, which may have important influence on vital rates and determine future structure of plant population. The objectives of this work were to describe population dynamic of *Psychotria nuda* and compare its vital rates in distinct altitudes. We used two 0,50ha-sampling plots in Lowland Secondary-Dense-Ombrophyllous Forest (TB) and Submontane Secondary-Dense-Ombrophyllous Forest (SM). In each plot we marked and measured the length and diameter at ground height of all individuals for over three years. We also estimated the recruitment, mortality and population increment rates. We used matrix model to describe the populational dynamic. In transition matrix the recruits included plants produced by sexual reproduction as well as by vegetative propagation. We calculated the asymptotic population growth rate and compare the matrix with LTRE. Of the 2705 individuals sampled 90% belong to TB. Growth rate was positive and equals to one. Mortality and recruitment were similar (1% per year). The class structure of individuals did not differ between altitudes, the smaller diameter classes were the most frequent ones. The reproduction probability increased with size and we also found differences in altitude on proportion of reproductive plants and number of unripe fruits per individual. Most

plants remained in the original diameter class instead of growing or regress. Almost all recruits came from vegetative propagation. The ramets can come in any diameter class, however its input was more frequent into smaller diameter class than original individual. The contributions to variability in λ were different between altitudes. In TB the contribution was negative and the opposite happened in SM. The most important transitions are not the same in both altitudes that contribute to changes in λ_a . Likewise, density varied in altitude. Thus, *Psychotria nuda* may have some preference for lower altitudes. However, variations in dynamic population of this species are not related with altitudinal preferences due to equal stability maintained by the two populations.

Resumo

A dinâmica populacional pode ser regulada por vários fatores bióticos e/ou abióticos. Esses fatores podem variar entre habitats, que podem ter importante influência nas taxas vitais e determinar a estrutura futura das populações de plantas. O objetivo geral desse trabalho foi descrever a dinâmica populacional de *Psychotria nuda*, e comparar as taxas vitais das populações em diferentes altitudes. Foram utilizadas duas parcelas de 0,5 ha na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB) e na Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM). Todos os indivíduos foram marcados, medidos quanto ao comprimento e diâmetro a altura do solo em três amostragens. Também foram estimadas as taxas de recrutamento, mortalidade e incremento populacional. Modelos matriciais foram utilizados para descrever a dinâmica populacional. Na matriz de transição a forma de ingresso dos indivíduos foi calculada para incluir entrada de indivíduos via reprodução sexuada e por propagação vegetativa. Foi calculada a taxa de crescimento populacional assintótica e as matrizes foram comparadas por uma análise LTRE. Foram amostrados 2705 indivíduos, dos quais 90% ocorriam nas TB. A taxa de crescimento foi positiva ($\lambda_0 = 1,03$) e igual a 1. A mortalidade e o recrutamento foram semelhantes (1% ao ano). A estrutura dos indivíduos nas classes não diferiu entre altitudes, com maior frequência dos indivíduos

menores. A probabilidade de reprodução aumentou com tamanho do indivíduo. As duas altitudes diferiram na proporção de indivíduos reprodutivos e o número de frutos imaturos produzidos por indivíduo. A maioria dos indivíduos permaneceu na classe de diâmetro inicial ao invés de crescer ou regredir. A maior parte dos recrutas foi originada via propagação vegetativa. Os rametas podem entrar em qualquer classe de diâmetro, entretanto foi mais freqüente a entrada em classes de diâmetro menor que o indivíduo original. As duas altitudes tiveram contribuições diferentes para a variação do λ . Nas TB as contribuições foram negativas e o oposto foi encontrado para SM. As altitudes diferem quanto as transições mais importantes que contribuem para as diferenças do λ_a . A densidade também variou entre altitudes. Dessa maneira, *Psychotria nuda* pode apresentar certa preferência em relação a altitudes menores. Entretanto, essa preferência não está relacionada as variações na dinâmica das populações dessa espécie, uma vez que as duas populações mantiveram igualmente a estabilidade.

Introdução

As populações de plantas podem variar espacial e temporalmente quanto a densidade, mortalidade e produção de novos indivíduos. A probabilidade com que esses eventos ocorrem no tempo, definidos como taxas vitais, descrevem o percurso dos indivíduos ao longo do ciclo de vida. O entendimento dos fatores que regulam as variações dessas taxas e como elas podem influenciar a estrutura futura das populações está entre os principais assuntos tratados em estudos de demografia (Watkinson 1997).

Diversos fatores bióticos e abióticos podem regular as taxas vitais de uma população. Variações nas taxas de recrutamento e mortalidade, por exemplo, podem estar relacionados a mudanças na densidade, que indiretamente estão associadas ao padrão de distribuição dos indivíduos no espaço. Pode haver um aumento local em densidade caso haja concentração de recursos em manchas, uma vez que haveria aumento na probabilidade de sobrevivência e estabelecimento dos indivíduos nestes

locais (Fowler 1988, Svenning 2000). Contudo, nem sempre a agregação dos indivíduos tem um impacto positivo (Stoll & Bergius 2005). Para algumas espécies a ocorrência próxima a co-específicos pode ter efeito negativo em determinadas fases do desenvolvimento, causando mortalidade de indivíduos (Condit *et al.* 1994). A competição e a predação podem estar relacionados a esse aumento na mortalidade de indivíduos (Hutchings 1997, Stoll & Bergius 2005).

As alterações na densidade de indivíduos não são reguladas apenas pelas chances de sobrevivência, mas também pela frequência de entrada de indivíduos. Alterações nos processos reprodutivos das espécies podem limitar o recrutamento (Eriksson & Ehrlén 1992). A redução na entrada de indivíduos pode causar diminuição do tamanho populacional. Essa redução poderia ocorrer pela escassez de polinizadores que pode influenciar o sucesso reprodutivo do indivíduo, por exemplo, devido a necessidade de polinização cruzada (Castro & Araújo 2004). Neste caso, haveria uma redução na produção de frutos e/ou sementes, diminuindo a quantidade de indivíduos que poderiam entrar na população. A entrada de indivíduos também pode depender do local de deposição das sementes e da disponibilidade de microhabitats para germinação (Ehrlén & Eriksson 2000). Para algumas espécies, a sobrevivência das plântulas pode estar associada a determinados microhabitats (Amezquita 1998). Dessa forma, a eficiência do dispersor pode determinar as chances de sobrevivência e de estabelecimento de uma espécie, influenciando as taxas vitais (Fleming & William 1990).

A entrada de indivíduos na população pode ocorrer como resultado da reprodução sexuada, mas essa não é única forma de entrada de indivíduos em uma população. Muitas espécies apresentam mais de um modo de reprodução na população, não só reprodução sexuada, mas também assexuada (Mandujano *et al.* 2007, Jongejans *et al.* 2008, Matagla & Horvitz 2009, Capítulo 1). A reprodução assexuada caracteriza-se pela produção de unidades genéticas idênticas. Uma das formas de produção destas unidades é pelo alongamento e fragmentação de partes da planta, através da propagação vegetativa (Kroon & Hutchings 1995).

A propagação vegetativa é comum a várias espécies e pode aumentar o tamanho populacional e as taxas de sobrevivência das espécies (Zhang & Zhang

2007). Com a fragmentação dos indivíduos clonais, recrutas maiores serão produzidos, se comparados com plântulas originadas por sementes, o que pode aumentar as chances de sobrevivência desses recrutas (Howe & Snaydon 1986). Essa característica é extremamente importante a ser considerada nos estudos de dinâmica populacional. Para algumas espécies, a propagação vegetativa pode ter grande importância na dinâmica populacional (Mandujano *et al.* 2007, Jongejans *et al.* 2008).

Muitos fatores atuam na dinâmica populacional de uma espécie. Alguns deles dependem de variações relacionadas aos hábitat, principalmente se considerarmos a variabilidade que pode ser encontrada na distribuição dos recursos no espaço (Barot *et al.* 1999). A estruturação espacial dos recursos pode influenciar várias características relacionadas às populações como densidade de indivíduos, mortalidade e recrutamento (Bellingham & Tanner 2000, Kinupp & Magnusson 2005).

Apesar das evidências que sugerem variações espaciais das taxas vitais, não há um consenso quanto ao efeito espacial sobre características populacionais, onde ora o efeito mais importante é relacionado ao hábitat e ora à variações temporais (Moris & Doak 2005, Angert 2006, Yamada *et al.* 2007, Jongejans *et al.* 2008).

Alguns hábitats heterogêneos quanto a características abióticas vêm sendo estudados no intuito de entender as variações das taxas vitais (Bellingham & Tanner 2000, Angert 2006, Zuidema *et al.* 2007, Jongejans *et al.* 2008). Hábitats em diferentes altitudes podem apresentar diferentes características abióticas, e com isso alterar tanto características individuais, como o tamanho, quanto características populacionais (Bellingham & Tanner 2000, Coomes & Allen 2007, Körner 2007, Swenson & Enquist 2007, Capítulo 1). Para *Psychotria nuda*, o efeito da altitude foi evidente quanto ao número de indivíduos nas diferentes populações (Capítulo 2). Apesar disso, poucos são os estudos que comparam altitudes para verificar as diferenças nas características individuais e populacionais resultantes dessas variações ambientais (Bellingham & Tanner 2000, Angert 2006, Coomes & Allen 2007).

A Floresta Ombrófila Densa é caracterizada pela complexidade topográfica e alta biodiversidade, gerando variedade de fatores que podem conduzir diferenças na

dinâmica de populações de plantas. A altitude determina pelo menos três tipos de vegetação na Floresta Ombrófila Densa (FOD): FOD de Terras Baixas, FOD Submontana e FOD Montana (Joly *et al.* 1991), bem como os padrões de riqueza e composição dessas fisionomias (Monteiro & Fisch 2000, Oliveira-Filho & Fontes 2000). A espécie *Psychotria nuda* é comum na Floresta Ombrófila Densa Atlântica, cuja distribuição abrange a região sudeste e sul do Brasil (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004, Pereira *et al.* 2006, Taylor 2010). No estado de São Paulo, pode ser encontrada em diferentes altitudes, exceto nas FOD Montana (Capítulo 2).

Uma vez que foram encontradas diferenças nas características individuais e na densidade em diferentes altitudes para essa espécie (Capítulo 1 e 2), também é admissível propor que os gradientes ecológicos altitudinais existentes na Floresta Ombrófila Densa Atlântica exerçam influência na dinâmica de populações de plantas.

O objetivo geral desse trabalho foi descrever a dinâmica populacional de uma espécie arbustiva, *Psychotria nuda* (Cham. & Schltldl.) Wawra, e comparar as taxas vitais das populações localizadas em diferentes altitudes.

É esperado que se a densidade diminui com a altitude, em altitudes maiores existiriam mais restrições, que afetariam as taxas de mortalidade e recrutamento. A densidade mais baixa em uma das altitudes conduziria a uma dinâmica mais lenta. Menores probabilidades de crescimento e maiores probabilidades de permanência na altitude maior.

Apesar do crescimento clonal, a fecundidade sexuada deveria ser importante na dinâmica por se tratar de uma espécie heterostílica e autoincompatível (Castro & Araújo 2004). Apresenta crescimento sazonal das folhas e floração (Almeida & Alves 2000), o que deve manter a matriz conectada.

Material e métodos

Área de estudo

O Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) tem 315 mil ha de extensão, desde o limite entre São Paulo e Rio de Janeiro até o município de Itariri (São Paulo). Em decorrência da grande extensão do PESM há uma divisão administrativa do parque em núcleos. O estudo foi desenvolvido no Núcleo Picinguaba, localizado em Ubatuba (23° 31' a 23° 34' S e 45° 02' a 45° 05' W). A região de Ubatuba apresenta clima tropical chuvoso (tipo Af segundo o sistema de Köppen 1948), sem período seco marcado. A pluviosidade é variável ao longo do ano, com chuvas acentuadas nos meses de dezembro (245 mm) e janeiro (267 mm) e diminuição da quantidade de chuvas nos meses de junho (73 mm) e julho (63 mm) (CIIAGRO 2003). Ao comparar as médias de pluviosidade ao longo dos últimos 10 anos (2000 a 2009), os anos estudados (2006, 2007 e 2008), não representam anos extremos de seca ou chuva (2006 = 186,2±97,9 mm; 2007 = 176,5±99,2 mm; 2008 = 229,9±134,87 mm). Anualmente a pluviosidade total excede 2100 mm. As temperaturas oscilaram entre 19 °C e 27 °C nos anos estudados (CIIAGRO 2003). A oscilação da temperatura foi pequena entre anos, mantendo a temperatura média próxima a 22 °C (2006 = 22,8±2,8 °C; 2007 = 22,8±2,7 °C; 2008 = 22,2±2,0 °C). As temperaturas mais altas são registradas nos meses de janeiro e fevereiro e as mais baixas nos meses de junho e julho (CIIAGRO 2003). A umidade relativa do ar é alta, superando 85% durante todo o ano (CIIAGRO 2003). Para nenhuma característica climática considerada, os anos estudados apresentaram valores extremos, podendo considerá-los anos regulares.

O Núcleo Picinguaba é composto por uma grande diversidade de formações vegetacionais. Dentre as formações incluídas neste trabalho estão a Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana e Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas. A Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana ocorre principalmente entre 100 e 500 m de altitude e apresenta um terreno mais íngreme (Alves *et al.* 2010). A Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas inclui áreas localizadas nas altitudes de 50 a 100 m e apresentam uma topografia suave. O solo encontrado nas duas florestas é classificado como cambissolo (Alves *et al.* 2010).

Foram estabelecidas duas parcelas de 0,5 ha, cada parcela com 50 sub-parcelas de 10 X 10m, na Floresta Ombrófila Densa Submontana (parcelas SM1 – 350 m de altitude e SM2 – 375 m de altitude) e na Floresta Ombrófila Densa de Terras

Baixas (parcelas TB1 – 46 m de altitude e TB2 – 73 m de altitude), chamadas a partir deste momento de SM e TB, respectivamente. Indivíduos abaixo de 1 cm de diâmetro na altura da base foram amostrados utilizando 0,25 ha em cada parcela.

Espécie estudada

Rubiaceae é uma das maiores famílias de angiospermas com cerca de 500 gêneros (Sanchez *et al.* 1999, Lombardi & Gonçalves 2000). O maior gênero é *Psychotria* com cerca de 1600 espécies, cuja distribuição é ampla nos trópicos. É freqüentemente encontrado em áreas de Floresta Ombrófila Densa (Joly 1979, Woodson *et al.* 1980, Sanchez *et al.* 1999, San Martin-Gajardo & Morellato 2003).

Para este estudo foi selecionada a espécie *Psychotria nuda*, uma espécie arbustiva, heterostílica e polinizada por beija-flores (Castro & Araújo 2004). Os frutos são carnosos, dispersos por aves e cuja distribuição dos indivíduos é freqüentemente agregada (Almeida & Alves 2000).

Metodologia

Todos os indivíduos, acima de 0.15 cm de diâmetro a altura do solo, foram marcados e medidos quanto ao comprimento e diâmetro a altura do solo (DAS). Para obtenção das medidas ao longo do tempo, foram realizadas três amostragens: t_0 - período de agosto de 2006 a março 2007, t_1 - período de agosto de 2007 a março 2008 e t_2 - período de agosto de 2008 a março 2009. O maior comprimento de cada indivíduo foi medido. Na população existem indivíduos cuja forma de crescimento ocorre rente ao solo e podem apresentar um ou mais pontos de enraizamento (capítulo 1). Para indivíduos com crescimento prostrado o maior DAS do indivíduo foi considerado como ponto de origem. A partir desse ponto foi determinado o maior comprimento, considerando todos os rametas conectados como ramos de um mesmo indivíduo. Os indivíduos também foram classificados quanto a presença de estruturas reprodutivas.

Além das medidas de tamanho, nas amostragens t_1 e t_2 , foi registrado o número total de indivíduos, número de indivíduos mortos e marcados indivíduos novos (recrutas) na população. Os indivíduos marcados anteriormente e não reencontrados

nas parcelas foram considerados mortos. Os indivíduos que não foram marcados em t_0 , devido a perda de folhas ou por dificuldades na localização dos indivíduos, foram marcados em t_1 e t_2 e incluídos na matriz de t_0 para esta análise (2,5% do total de indivíduos amostrados). Estes indivíduos não foram considerados ingressantes por não apresentarem características de origem clonal (cicatrices na base do caule ou resquícios de caule que conectavam o rameta à planta original) e apresentarem um DAS maior do que seria esperado considerando as taxas de crescimento calculadas. Para incluir estes indivíduos nos anos anteriores o indivíduo tem seu diâmetro subtraído pelo valor equivalente ao crescimento médio de indivíduos da classe de tamanho correspondente do intervalo de tempo ao qual não foi medido.

Com o número de indivíduos, de mortos e de recrutas ao longo do tempo foram estimadas as taxas de recrutamento (i), mortalidade (m) e incremento populacional (r).

A taxa de incremento foi estimada pela seguinte fórmula:

$$r = \ln (N_t/N_i)/\Delta t$$

onde, N_t = número de indivíduos final; N_i = número de indivíduos inicial; Δt = tempo entre as amostragens (Swaine & Lieberman 1987).

A taxa de recrutamento foi estimada pela seguinte fórmula:

$$i = \ln ((N_i + I)/N_t)/\Delta t$$

onde, N_i = número de indivíduos inicial; N_t = número de indivíduos final; I = número de recrutamentos; Δt = tempo entre as amostragens (Sheil *et al.* 1995, Fonseca *et al.* 2004).

A taxa de mortalidade foi obtida pelo modelo logaritmo da taxa de mortalidade anual (m) calculada pela fórmula sugerida por Sheil *et al.* (1995):

$$m = 1 - e^{-r}$$

Foi realizado sorteio com reposição com os parâmetros para o cálculo do intervalo de confiança de cada taxa. As taxas foram recalculadas 1000 vezes através da função Poptools (Hood 2006) do software Excel.

Modelos matriciais foram utilizados para descrever a dinâmica de cada população. Para essa descrição os indivíduos foram divididos em classes de diâmetro. Com base nas informações sobre a origem e o destino dos indivíduos em um intervalo

de tempo, foi montada uma matriz de transição. A matriz de transição é constituída de valores de fecundidade, sobrevivência e probabilidades de transição entre classes. Na diagonal principal da matriz estão as probabilidades de permanência dos indivíduos em cada classe. Abaixo da diagonal principal são incluídas as probabilidades de passagem dos indivíduos para a próxima classe e acima as probabilidades de regressão para a classe anterior. Também podem estar incluídas nessas células da matriz indivíduos que regrediram em mais de uma classe de tamanho. Na primeira linha da matriz além do número de indivíduos que persistiram na primeira classe e dos que regrediram (retornaram para a primeira classe) são encontrados os valores de fecundidade. Em espécies que apresentam propagação vegetativa, pode ser calculada a contribuição assexuada e esse valor pode ser incluído em outras linhas na matriz, caso outras classes contribuam com rametas (Caswell 2001).

Foram construídas quatro matrizes de transição (5x5), uma para cada parcela amostrada (Tabela 1). Os indivíduos foram separados em cinco classes baseados no DAS. As classes são as seguintes: C1 ($DAS \leq 0,5\text{cm}$), C2 ($0,5\text{cm} < DAS \leq 1,0\text{cm}$), C3 ($1,0\text{cm} < DAS \leq 1,5\text{cm}$); C4 ($1,5\text{cm} < DAS \leq 2,0\text{cm}$) e C5 ($DAS > 2,0\text{cm}$).

A matriz foi montada com intervalo de tempo de t_0 a t_2 . Este intervalo foi utilizado devido ao baixo número de indivíduos nas parcelas da SM. Dessa maneira a matriz construída apresentou transição em quase todas as células. Mesmo assim algumas transições não ocorreram na matriz da SM1. Uma característica importante para aplicação dos modelos matriciais está relacionada à conectividade entre as classes. As matrizes têm de ser irreduzíveis, ou seja, todas as classes devem estar conectadas (Caswell 2001). A falta de conectividade entre alguma das classes indica que esta classe não está contribuindo com outras classes e gera um bloco separado dentro da população. Na parcela SM1 não houve crescimento da classe C1 para C2, C2 para C3 e C4 para C5. As transições ausentes foram estimadas. Para este cálculo considerou-se que um indivíduo entraria no próximo intervalo de tempo, no caso 2 anos após a amostragem inicial. Foi realizado o cálculo com base na taxa de incremento populacional.

Psychotria nuda apresenta propagação vegetativa, sendo assim pode contribuir com indivíduos tanto via reprodução sexuada quanto por propagação vegetativa. A

forma de ingresso dos indivíduos foi calculada de duas maneiras para incluir essas informações na matriz de transição.

Para incluir dados relacionados ao ingresso por reprodução sexuada foram utilizados dados da proporção de indivíduos que produzem frutos e da produção de frutos por indivíduo. Apenas indivíduos pertencentes às classes C3, C4 e C5 foram consideradas reprodutivas. Essas classes incluem todos os indivíduos com diâmetro superior a 1 cm. Esse tamanho limite foi definido porque a maioria dos indivíduos reprodutivos está acima deste tamanho (98%). Foi calculada a probabilidade de reprodução para cada classe nas duas altitudes pela regressão logística do pacote *popbio*, programa R (Stubben & Milligan 2007).

A produtividade de frutos por indivíduo foi obtida com dados relacionados à fenologia reprodutiva. Em 2008 foram selecionados 25 indivíduos por parcela, com tamanho superior a 1 cm de DAS, para acompanhamento da fenologia reprodutiva. Mensalmente, para cada indivíduo foi registrado o número de frutos imaturos e maduros. Como a maturação foi muito baixa e demorada, utilizamos o número de frutos imaturos para indicar o quanto estaria disponível pela reprodução sexuada. Foi calculado o número médio de frutos imaturos produzidos por indivíduo para as classes de tamanho C3, C4 e C5.

Dessa forma, a fecundidade foi calculada através da divisão do número de indivíduos ingressantes pela contribuição proporcional de cada classe de diâmetro. A contribuição de cada classe foi obtida através da multiplicação do número de frutos por indivíduo, do número de indivíduos por classe e da probabilidade dos indivíduos serem reprodutivos.

Os dados relacionados ao ingresso por reprodução assexuada foram obtidos através dos dados de origem e destino de 185 recrutas da população (28% do total de recrutas). Foi registrado o número de indivíduos de cada classe que produziram recrutas. Para calcular a contribuição de cada classe foi feita a divisão do número de indivíduos de cada classe que produziram recrutas pelo total. Todas as classes podem produzir indivíduos pertencentes a mesma classe e de classes menores de tamanho. Indivíduos C1, C2 e C3 podem produzir indivíduos pertencentes a classe seguinte. Isso acontece devido a quebra de conexões entre dois ramos cujos diâmetros

apresentavam valores próximos. No intervalo de tempo seguinte, pode ocorrer crescimento dos diâmetros dos dois rametas. Com a quebra de conexão entre os rametas os indivíduos podem entrar diretamente em uma classe de diâmetro maior. O indivíduo onde o diâmetro foi medido originalmente pode permanecer na classe de diâmetro ou mudar de classe.

Foram considerados recrutas oriundos de reprodução sexuada aqueles indivíduos pertencentes a classe C1 e que apresentavam forma de crescimento ereta (com relação ao solo). Os recrutas pertencentes a classe C1 que apresentavam forma de crescimento prostrada foram considerados como originados por propagação vegetativa. Forma de crescimento prostrado indica crescimento que ocorre rente ao solo podendo apresentar um ou mais pontos de enraizamento caracterizando o crescimento clonal (para descrição mais detalhada das formas de crescimento veja o Capítulo 1). Os indivíduos novos pertencentes às demais classes foram considerados oriundos de propagação vegetativa.

Com base na matriz de transição construída foi calculada a taxa de crescimento populacional assintótica (λ_a) para cada uma das quatro parcelas. O intervalo de confiança de 95% foi calculado por meio do algoritmo desenvolvido por Armelin (2005) no programa MatLab (The Math Works Inc., Natick, Massachusetts, EUA). Também foi calculada a taxa de crescimento populacional observada (λ_o) utilizando o número de indivíduos em cada ano (N_{t+1}/N_t). Os dados foram reamostrados e o lambda recalculado 1000 vezes através da pacote Poptools (Hood 2006) do software Excel.

As matrizes de transição também foram utilizadas para comparar as parcelas de cada altitude quanto a variações do λ_a e para determinar quais transições são mais importantes para essas variações do λ_a , por uma análise LTRE modelo fixo (Horvitz et al. 1997). Nesta análise é quantificada a contribuição de cada elemento da matriz para as diferenças encontradas no λ_a . São montadas matrizes de sensibilidade que indicam o quanto a mudança em uma determinada transição na matriz influencia variações no λ_a (Caswell 2001). Essas matrizes são calculadas para a matriz das parcelas (tratamento) e para uma matriz controle. A matriz controle utilizada neste trabalho foi uma matriz média das quatro parcelas amostradas. Utilizando as diferenças dos elementos da matriz de transição e as diferenças da matriz de sensibilidade entre a

matriz tratamento e a matriz controle obtêm-se quais transições e/ou classes influenciam mais para a divergência entre tratamento e controle, ou seja, tem maiores diferenças entre os λ_a (Bruna & Oli 2005). A LTRE foi feita com o pacote popbio no programa R (Stubben & Milligan 2007).

Resultados

Foram amostrados 2705 indivíduos na marcação inicial, com aumento do número de indivíduos nas amostragens subseqüentes ($t_1 = 2779$, $t_2 = 2849$). Deste total, cerca de 90% foi amostrado nas parcelas das TB.

A taxa de crescimento foi positiva ao longo do tempo ($\lambda_0 = 1,03$). A taxa de crescimento populacional assintótica (λ_a) foi bastante semelhante ao λ_0 e também não variou entre as parcelas amostradas nas diferentes altitudes (Tabela 2). O λ_a não foi diferente de 1, indicando que a população em todas as parcelas pode não estar sofrendo alterações no seu tamanho no tempo.

De fato, a taxa de incremento populacional anual foi muito próxima de zero (Figura 1). A mortalidade e o recrutamento foram semelhantes e ocorreram a taxas de 1% ao ano em média. Nenhuma dessas taxas variou com a altitude ou ao longo do tempo (Figura 1).

Apesar da variação altitudinal da densidade de indivíduos, a estrutura dos indivíduos nas classes não diferiu muito. Os indivíduos menores em diâmetros (C1 e C2) foram mais freqüentes nas populações (Figura 2). As duas altitudes diferiram mais com relação a frequência de indivíduos com diâmetros acima de 1,5cm na população. Na SM os indivíduos que compunham essa classe (C4 e C5) foram mais freqüentes que na TB.

Nas duas altitudes, quanto maior o tamanho do indivíduo maior a probabilidade do indivíduo ser reprodutivo (Figura 3). As duas altitudes diferiram tanto na proporção de indivíduos reprodutivos na população quanto no número de frutos imaturos produzidos por indivíduo. Na população inteira a proporção de indivíduos considerados reprodutivos nessa classe foi baixa (5%). Embora exista essa probabilidade de reprodução para indivíduos pertencentes a classe C3, na SM

indivíduos pertencentes a essa classe C3 não produziram frutos durante o acompanhamento da fenologia reprodutiva. Dessa forma, ao considerar as classes reprodutivas nas matrizes de transição da SM, essa classe teve o número de frutos estimado para a avaliação da dinâmica. Nas classes C4 e C5 a proporção de indivíduos reprodutivos aumentou (14 e 62%, respectivamente), bem como o número de frutos imaturos por indivíduo (0,23 e 22,44). Na TB as três classes reprodutivas produziram frutos imaturos durante o estudo fenológico, em menor quantidade por indivíduo comparado a SM (C3 = 1,36 frutos/indivíduo; C4 = 4,55 frutos/indivíduo; C5 = 13,09 frutos/indivíduo. Apesar da menor produtividade de frutos, foram encontrados mais indivíduos reprodutivos proporcionalmente contribuindo com frutos na TB (C3 = 11%; C4 = 32%; C5 = 79%). É importante destacar que o período de maior produção de frutos imaturos foi muito semelhante entre as altitudes, de agosto a janeiro.

A maioria dos indivíduos permaneceu na classe de diâmetro inicial, com a probabilidade de permanência variando de 0,231 a 0,955. As classes C1 de todas as populações estudadas tiveram as menores probabilidades de permanência comparadas às outras classes. Os indivíduos permaneceram por mais tempo (dois anos) na classe C5 (TB1 = 0,773; TB2 = 0,869; SM1 = 0,955; SM2 = 0,833).

Na TB a probabilidade de crescimento de indivíduos pertencentes a classe C1 para C2 foi a maior comparado as outras classes (TB1 = 0,219; TB2 = 0,161). Na SM não foi registrado crescimento em algumas classes durante a amostragem. Na SM1 houve transição apenas entre as classes C3 e C4 (0,143). Na SM2 a maior probabilidade de transição relacionada ao crescimento foi entre as classes C2 e C3 (0,127).

Os indivíduos podem regredir até duas classes. As probabilidades de regressão foram maiores que as encontradas para o crescimento. Essas probabilidades foram variáveis entre as parcelas. Nas TB as probabilidades de regressão estavam associadas às classes maiores de tamanho. Na TB1 a maior probabilidade de retorno foi da C5 para C4 (0,082) e na TB2 da C4 para a C3 (0,129). Os indivíduos retornaram com maior frequência da C4 para C3 na SM1 (0,133) e da C3 para a C2 na SM2 (0,104).

A proporção de ingresso por propagação vegetativa teve importância relativa

diferente em cada transição. Os indivíduos contribuíram pouco com rametas pertencentes a sua própria classe de tamanho, sendo as probabilidades de ingresso abaixo de 0,15. Comparativamente, o ingresso de indivíduos por propagação vegetativa teve maior importância para as outras classes. Grande parte da entrada de indivíduos ocorreu devido a fragmentação de rametas. A entrada pode ocorrer pela fragmentação entre indivíduos produzindo rametas de diâmetro maior ou menor que o indivíduo original. As maiores probabilidades de ingresso por propagação vegetativa estavam relacionadas aos indivíduos que contribuíram com rametas que entraram em classes menores de diâmetro (TB1 = 0,207; TB2 = 0,108; SM1 = 0,139; SM2 = 0,148).

Poucos ingressantes originados por reprodução sexuada foram registrados. A propagação vegetativa tem papel importante na dinâmica, uma vez que 91,6% dos recrutas entraram dessa maneira na população. A probabilidade de produção de recrutas por meio de propagação vegetativa variou entre classes. A entrada de recrutas por propagação vegetativa também foi muito variável entre as classes, mas muito mais frequentes nas classes menores de diâmetro (C1 e C2). As principais classes que contribuíram com indivíduos de forma vegetativa foram as classes C2 e C3 (49% e 22%, respectivamente).

As duas altitudes tiveram contribuições diferentes para a variação do λ . A somatória da contribuição total para a diferença do λ_a indicou que nas parcelas das TB os maiores valores de contribuição foram negativos. O oposto foi encontrado na altitude maior (SM), onde a somatória da contribuição foi positiva (Figura 4).

Nas populações das TB as classes com maiores contribuições para as diferenças encontradas no λ_a foram negativas (Figura 5). A classe C2 teve a maior contribuição para a variação do λ_a (Figura 5). Decompondo o resultado da LTRE, as transições relacionadas a classe C2 foram as mais importantes para as diferenças encontradas no λ_a , como permanência e crescimento.

Por outro lado, na SM as classes mais importantes apresentaram contribuições positivas para as diferenças encontradas no λ_a (Figura 5). A classe C2 teve a maior contribuição, em comparação a outras classes, o que manteve a contribuição geral positiva para a variação do λ_a (Figura 5). Mais uma vez, a permanência e o crescimento relacionados a essas duas classes foram preponderantes para as

variações do λ_a .

Discussão

Psychotria nuda pode apresentar certa preferência em relação a altitudes menores (capítulo 2, Kinupp & Magnusson 2005). Houve variação grande de densidade entre as duas altitudes amostradas, porém a divergência na densidade das duas altitudes não esteve relacionada a variações na dinâmica das populações dessa espécie.

Todas as taxas vitais avaliadas foram semelhantes entre altitudes, dentro da mesma altitude e ao longo do tempo. Nas populações de *Psychotria nuda*, as taxas de recrutamento e mortalidade se equivaleram. Ambas foram próximas ao encontrado para outras espécies tropicais, entre 1 e 3 % (Lieberman *et al.* 1985, Condit *et al.* 1995, Bellingham & Tanner 2000, Nascimento *et al.* 2005, Yamada *et al.* 2007, Marques *et al.* 2009). No entanto, as taxas de mortalidade para espécies arbustivas relatadas na literatura, podem ser maiores, de até 6% (Condit *et al.* 1995) e, deste modo, a taxa de mortalidade de *Psychotria nuda* encontrada aqui, pode ser considerada baixa.

O risco de mortalidade pode mudar com a fase do desenvolvimento. As taxas de mortalidade, em geral, são maiores nas classes mais jovens ou menores de tamanho (Condit *et al.* 1995). *Psychotria nuda* é uma espécie que pode se reproduzir por propagação vegetativa (capítulo 1). Com isso, ocorre a produção de recrutas produzidos por fragmentação dos indivíduos. A produção de recrutas via propagação vegetativa poderia diminuir a taxa de mortalidade média anual da espécie. Isso aconteceria pela ocupação de diferentes microambientes promovida pelo espalhamento dos indivíduos e pela entrada de recrutas com tamanho maior (Barsoum 2002).

Uma vez que não há divergência entre as taxas de recrutamento e de mortalidade, não há mudança no tamanho populacional. Todas as populações de *Psychotria nuda* estão estáveis, com λ em torno de 1, como em várias espécies (Jimenez-Sierra *et al.* 2007, Yamada *et al.* 2007, Zuidema *et al.* 2007). Há uma

pequena tendência de aumento, uma vez que o λ é 1,03. Entretanto esse crescimento só pode ser realmente detectado com um acompanhamento temporal maior que o realizado neste estudo.

De modo geral, a dinâmica populacional de *Psychotria nuda* foi muito lenta independente da altitude. Apesar das semelhanças entre altitudes de vários aspectos relacionados à dinâmica populacional, existem diferenças quanto as variações no λ_a . Dentre as transições que se destacaram, a probabilidade de permanência tem grande importância nas variações de λ_a e tem altos valores. Frequentemente os indivíduos permanecem na classe ou estágio inicial (Silvertown *et al.* 1993, Moris & Doak 2005, Jimenez-Sierra *et al.* 2007, Yamada *et al.* 2007).

Em geral, as classes ou estágios são separados considerando tamanho, entre outras características. O crescimento lento dos indivíduos pode fazer com que os indivíduos permaneçam mais tempo na mesma classe de tamanho. Provavelmente devido a esse fator, acrescido a baixa densidade de indivíduos, uma das matrizes da SM não tenha sido completamente conectada. *Psychotria nuda* tem o crescimento individual em diâmetro bastante lento, como encontrado em várias espécies de sub-bosque (Capítulo 4, Lieberman & Lieberman 1987, Condit *et al.* 1999). O diâmetro dos indivíduos não influencia a taxa de crescimento individual, conferindo um crescimento similar entre as diferentes classes de tamanho (Capítulo 4).

Algumas classes particularmente têm maior concentração de indivíduos nas classes menores de diâmetro em ambas as altitudes, estrutura comum a outras espécies (Monteiro & Fisch 2000, Fischer & Santos 2001, Wright *et al.* 2003). Este tipo de estrutura indica que indivíduos permanecem nas classes menores por longo período de tempo (Hutchings 1997). A quebra dos indivíduos também favorece a grande concentração de indivíduos nas classes menores de tamanho. São produzidos com maior frequência rametas com diâmetros menores que o diâmetro do indivíduo original, aumentando assim a entrada de indivíduos com DAS pequenos. Cerca de 80% dos recrutas entram por propagação vegetativa nas classes C1 e C2.

A influência que cada estágio ou classe pode ter na taxa de crescimento populacional pode ser variável (Osunkoya 2003, Mandujano *et al.* 2007). Classes não

reprodutivas tiveram maior contribuição para as diferenças encontradas do λ_a , como já encontrado anteriormente (Horvitz & Schemske 1995, Osunkoya 2003, Yamada *et al.* 2007). As classes C2 e C3 são freqüentes na população, destacando a alta freqüência da classe C2 e são as classes que mais contribuem com recrutas clonais na população. Ocorre muita entrada de indivíduos na classe C2 em decorrência da fragmentação de rametas. Dessa forma, estas são classes que influenciam o λ_a pela sua representatividade e alta sobrevivência.

O ingresso por reprodução sexuada representou uma parte pequena do recrutamento, oposto ao esperado. Com isso, as diferenças encontradas entre altitudes quanto a produtividade de frutos e a proporção de indivíduos reprodutivos não refletiram na dinâmica. A maturação lenta dos frutos pode ter contribuído para a baixa e/ou lenta entrada de indivíduos via semente. Para *Psychotria nuda* o período de maturação pode levar até oito meses (Castro & Araújo 2004). Em espécies clonais a entrada por propagação vegetativa pode ter importância local igual ou maior na dinâmica populacional comparado ao ingresso via semente (Mandujano *et al.* 2007, Jongejans *et al.* 2008). No caso de *P. nuda* a propagação vegetativa representa mais de 90% do ingresso total de indivíduos.

A perturbação foi um fator importante para a entrada de indivíduos por fragmentação dos rametas. Grande parte dos recrutas entrou na população por propagação vegetativa, principalmente nas classes menores de diâmetro. Esses indivíduos estão expostos a fatores limitantes semelhantes aos encontrados por plântulas originadas por reprodução sexuada. Além dessas limitações, ainda podem ter dificuldade de enraizamento dos rametas. Dessa forma, a alta mortalidade e a taxa de crescimento lento mantêm a dinâmica populacional lenta, mesmo com o alto recrutamento por propagação vegetativa. A dinâmica seria rápida apenas para os indivíduos pequenos, pela rápida entrada e saída dos indivíduos, mas é lenta nos indivíduos com maior diâmetro.

A dinâmica populacional de *Psychotria nuda* foi muito lenta. Apesar disso, as altitudes diferiram na contribuição para a diferença do λ_a , resultado de diferentes

fatores abióticos atuando nas transições das classes C2 e C3 principalmente. Todavia, por mais que essas diferenças existam em cada área, elas se equivalem e não alteram o produto final do λ_a . As populações das diferentes altitudes mantiveram a estabilidade igualmente. Embora existam diferenças altitudinais com relação a densidade de indivíduos, essas diferenças não estão relacionadas a dinâmica populacional.

Referências bibliográficas

- Almeida, E. M. & Alves, M. A. S. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 14:335-346.
- Alves, L. F.; Vieira, S. A.; Scaranello, M. A.; Camargo, P. B.; Santos, F. A. M.; Joly, C. A. & Martinelli, L. A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260:679-691.
- Amezquita, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a Tropical Understory Shrub. *Biotropica* 30:126-129.
- Angert, A. L. 2006. Demography of central and marginal populations of monkeyflowers (*Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*). *Ecology* 87:2014-2025.
- Barot, S.; Gignoux, J. & Menaut, J. C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80:1987-2005.
- Barsoum, N. 2002. Relative contributions of sexual and asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. *Evolutionary Ecology* 15:255-279.

- Bellingham, P. J. & Tanner, E. V. J. 2000. The Influence of Topography on Tree Growth, Mortality, and Recruitment in a Tropical Montane Forest. *Biotropica* 32:378-384.
- Bruna, E. M. & Oli, M. K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86:1816-1824
- Castro, C. C. & Araújo, A. C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 244:131-139.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- CIIAGRO 2003. www.ciiagro.sp.gov.br/ciiagroonline/ - Consulta ao site dia 06 de maio de 2010.
- Coomes, D. A. & Allen, R. B. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* 95:1084-1097.
- Condit, R.; Ashton, P. S.; Manokaran, N.; LaFrankie, J. V.; Hubbell, S. P.; Foster, & Robin, B. 1999. Dynamics of the Forest Communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing Two 50-ha Plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 354:1739-1748.
- Condit, R.; Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1994. Density dependence in two understory tree species in a neotropical Forest. *Ecology* 75:671-680.
- Condit, R.; Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-439.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81:1667-1674.

- Eriksson, O. & Ehrlén, J. 1992. Seed and Microsite Limitation of Recruitment in Plant Populations. *Oecologia* 91:360-364.
- Fischer, E. & Santos, F. A. M. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 17:903-909.
- Fleming, T. H. & Williams, C. F. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:163-178.
- Fonseca, M. G.; Martini, A. M. Z. & Santos F. A. M. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science* 15:41-48.
- Fowler, N. L. 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69:947-961.
- Hood, G. M. 2006. Poptools version 2.7.5. Available on the internet. URL <http://www.cse.csiro.au/poptools>
- Horvitz, C. C.; Schemske, D. W. & Caswell, H. 1997. The relative "importance" of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. *In: Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems* (Tuljapurkar, S. & Caswell, H.; eds.). Chapman and Hall, New York, USA.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D. W. 1995. Spatiotemporal Variation in Demographic Transitions of a Tropical Understory Herb: Projection Matrix Analysis. *Ecological Monographs* 65:155-192.
- Howe, C. D. & Snaydon, R. W. 1986. Factors Affecting the Performance of Seedlings and Ramets of Invading Grasses in an Established Ryegrass Sward. *Journal of Applied Ecology* 23:139-146.

- Hutchings, M. J. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. *In*: Plant Ecology (Crawley M. J.) Blackwell Scientific Publications.
- Jiménez-Sierra, C.; Mandujano, M. C. & Eguiarte, L. E. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* 135: 278-292.
- Joly, A. B. 1979. Botânica: introdução à taxonomia. 5ª.ed. Editora Nacional.
- Joly, C.A.; Leitão Filho, H.F. & Silva, S.M. 1991. "O Patrimônio Florístico." *In*: Câmara.G.I (Coord.). Mata Atlântica -Atlantic Rain Forest. Ed. Index e Fundação S.O.S. Mata Atlântica, São Paulo.
- Jongejans, E.; Vere, N. & Kroon, H. 2008. Demographic vulnerability of the clonal and endangered meadow thistle. *Plant Ecology* 198:225–240.
- Kinupp, V. F. & Magnusson, W. E. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21:363–374.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.
- de Kroon, H. & Hutchings, M. J. 1995. Morphological Plasticity in Clonal Plants: The Foraging Concept Reconsidered. *The Journal of Ecology* 83:143-152.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: Special issue, 347-358.
- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R. & Hartshorn, G. S. 1985. Mortality Patterns and Stand Turnover Rates in a Wet Tropical Forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73: 915-924.

- Lombardi, J. A. & Gonçalves, M. 2000. Composição florística de dois remanescentes de Mata Atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23:255-282.
- Mandujano, M. C.; Golubov, J. & Huenneke, L. F. 2007. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology* 49:141–153.
- Marques, M. C. M.; Burslem, D. F. R. P.; Brites, R. M. & Silva, S. M. 2009. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. *Plant Ecology and Diversity* 2:57-64
- Matlaga, D. P. & Horvitz, C. C. 2009. Growth and survival across a gap – understory gradient: contrast in performance of sexually vs. clonally produced offspring. *American Journal of Botany* 96:439-447.
- Monteiro, E. A. & Fisch, S. T. V. 2000. Estrutura e padrão espacial das populações de *Bactris setosa* Mart e *B. hatschbachii* Noblick ex A. Hend (Arecaceae) em um gradiente altitudinal, Ubatuba (SP). *Biota Neotropica* 5:2.
- Morris, W. F & Doak, D. F. 2005. How general are the determinants of the stochastic population growth rate across nearby sites? *Ecological Monographs* 75:119-137.
- Nascimento, H. E.M.; Laurance, W. F.; Condit, R.; Laurance, S. G.; D'Angelo, S. & Andrade, A. C. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science* 16:625-634.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32:793–810.
- Osunkoya, O. O. 2003. Two-sex population projection of the endemic and dioecious rainforest shrub, *Gardenia actinocarpa* (Rubiaceae). *Biological Conservation* 114:39–51.

- Pereira, Z. V.; Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2006. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29:471-480.
- R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L. P. C. 2003. Phenology of understory Rubiaceae in the Atlantic forest, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 26:299-309.
- Sanchez, M.; Pedroni, F.; Leitão-Filho, H. F & Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22:31-42.
- Sheil, D.; Burslem, D. F. R. P. & Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83:331-333.
- Silvertown, J.; Franco, M.; Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative Plant Demography: Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *Journal of Ecology* 81:465-476.
- Stoll, P. & Bergius, E. 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* 93:395-403.
- Stubben, C.J. and Milligan, B.G. 2007. Estimating and Analyzing demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software* 22:11.
- Svenning, J. C. 2000. Small Canopy Gaps Influence Plant Distributions in the Rain Forest Understory. *Biotropica* 32:252-261.
- Swaine, M. D. & Lieberman, D. 1987. The dynamics of tree population in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 3: Special issue.

- Swenson, N. G. & Enquist, B. J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its communitywide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94:451–459.
- Watkinson, A. R. 1997. Plant Population Dynamics. *In: Plant Ecology* (Crawley M. J.) Blackwell Scientific Publications.
- Woodson Jr., R. E.; Schery, R. W. & Dwyer, J. D. 1980. Flora of Panama. Parte IX. Family 179. Rubiaceae, Parte 2. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67:257-522.
- Wright, S. J.; Muller-Landau, H. C.; Condit, R. & Hubbell, S. P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84:3174–3185.
- Yamada, T.; Zuidema, P. A.; Itoh, A.; Yamakura, T.; Ohkubo, T.; Kanzaki, M.; Tan, S. & Ashton, P S. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology* 95:332–342.
- Zhang, Y. & Zhang, D. 2007. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. *Frontiers of Biology in China* 2:256–262.
- Zuidema, P. A.; Kroon, H. & Werger, M. J. A. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological Applications* 17:118–128.

Tabela 1. Matriz de transição dos indivíduos de *Psychotria nuda*, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo. As classes de diâmetro são: C1 (DAS \leq 0,5cm), C2 (0,5cm < DAS \leq 1,0cm), C3 (1,0cm < DAS \leq 1,5cm); C4 (1,5cm < DAS \leq 2,0cm) e C5 (DAS > 2,0cm). As transições estão representadas pelas siglas: E para Estasia, RA para Recrutamento por Reprodução Assexuada, C para Crescimento, R para Regressão e FS para Fecundidade Sexuada.

	C1	C2	C3	C4	C5
C1	E ₁₁ +FA	R ₂₁ +RA	R ₃₁ +RA+FS	FS+RA	FS+RA
C2	C ₁₂ +FA	E ₂₂ +RA	R ₃₂ +RA	RA	RA
C3	0	C ₂₃ +RA	E ₃₃ +RA	R ₄₃ +RA	R ₅₃ +RA
C4	0	0	C ₃₄	E ₄₄ +RA	R ₅₄ +RA
C5	0	0	0	C ₄₅	E ₅₅

Tabela 2. Taxa de crescimento populacional assintótica (λ_a) e taxa anual de crescimento populacional observada ($\lambda_0 - \Delta_1$ e Δ_2) para as populações das parcelas na Sub-Montana (SM1 e SM2) e Terras Baixas (TB1 e TB2), Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo.

Parcelas	λ_a	Intervalo de confiança (inferior; superior)	$\lambda_0 - \Delta_1$	Intervalo de confiança (inferior; superior)	$\lambda_0 - \Delta_2$	Intervalo de confiança (inferior; superior)
SM1	1,10	1,01; 1,17	1,06	0,47; 2,39	1,01	0,43; 2,47
SM2	1,04	1,00; 1,09	0,99	0,60; 1,62	1,10	0,68; 1,83
TB1	1,02	0,99; 1,05	1,04	0,64; 1,61	1,01	0,65; 1,58
TB2	1,01	0,99; 1,03	1,01	0,64; 1,62	1,03	0,65; 1,59

Tabela 3. Matriz de transição dos indivíduos de *Psychotria nuda* para as quatro populações estudadas na Sub-Montana e Terras Baixas, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo. As classes de diâmetro são: C1 (DAS \leq 0,5cm), C2 (0,5cm < DAS \leq 1,0cm), C3 (1,0cm < DAS \leq 1,5cm); C4 (1,5cm < DAS \leq 2,0cm) e C5 (DAS > 2,0cm).

SM1	C1	C2	C3	C4	C5
C1	0,231	0	0	0	0
C2	0,019*	0,826	0,047	0	0
C3	0	0,010*	0,809	0,133	0
C4	0	0	0,143	0,600	0
C5	0	0	0	0,016*	0,955
SM2	C1	C2	C3	C4	C5
C1	0,541	0,079	0	0	0
C2	0,081	0,730	0,104	0	0
C3	0	0,127	0,709	0	0
C4	0	0	0,083	0,806	0,033
C5	0	0	0	0,097	0,833
TB1	C1	C2	C3	C4	C5
C1	0,492	0,061	0,009	0	0
C2	0,219	0,684	0,05	0	0
C3	0	0,072	0,671	0,078	0
C4	0	0	0,091	0,729	0,082
C5	0	0	0	0,101	0,773
TB2	C1	C2	C3	C4	C5
C1	0,550	0,100	0	0	0
C2	0,161	0,742	0,074	0	0
C3	0	0,029	0,784	0,129	0,012
C4	0	0	0,043	0,728	0,036
C5	0	0	0	0,014	0,869

* classes que tiveram as transições estimadas

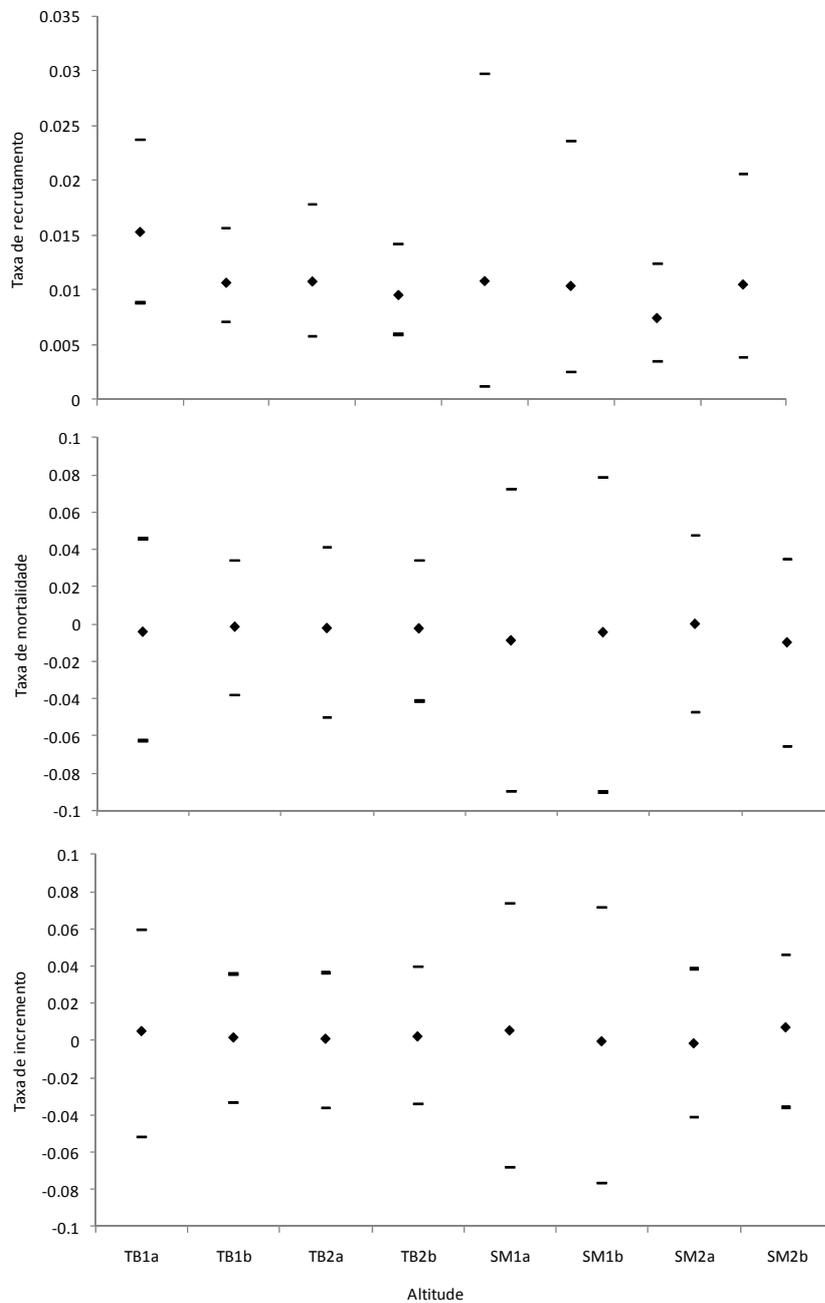


Figura 1. Taxas de recrutamento, mortalidade e incremento populacional, com intervalo de confiança, para as parcelas na Sub-Montana (SM1 e SM2) e Terras Baixas (TB1 e TB2) nos intervalos de tempo t_0-t_1 (a) e t_1-t_2 (b), Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo.

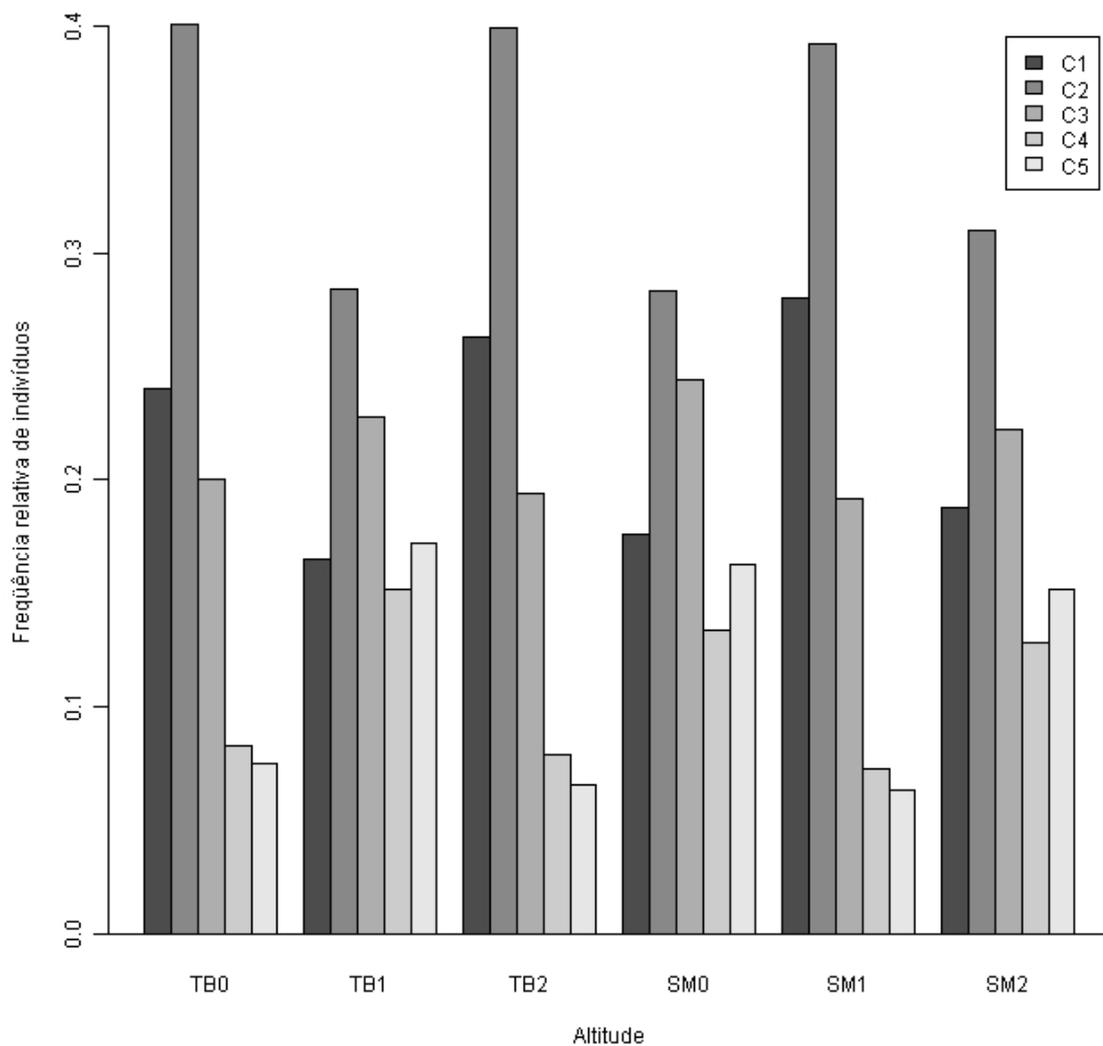


Figura 2. Frequência relativa de indivíduos de *Psychotria nuda* em cinco classes para Sub-Montana (SM) e Terras Baixas (TB) nos períodos t_0 , t_1 e t_2 , Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo. As classes de diâmetro são: C1 ($DAS \leq 0,5\text{cm}$), C2 ($0,5\text{cm} < DAS \leq 1,0\text{cm}$), C3 ($1,0\text{cm} < DAS \leq 1,5\text{cm}$); C4 ($1,5\text{cm} < DAS \leq 2,0\text{cm}$) e C5 ($DAS > 2,0\text{cm}$).

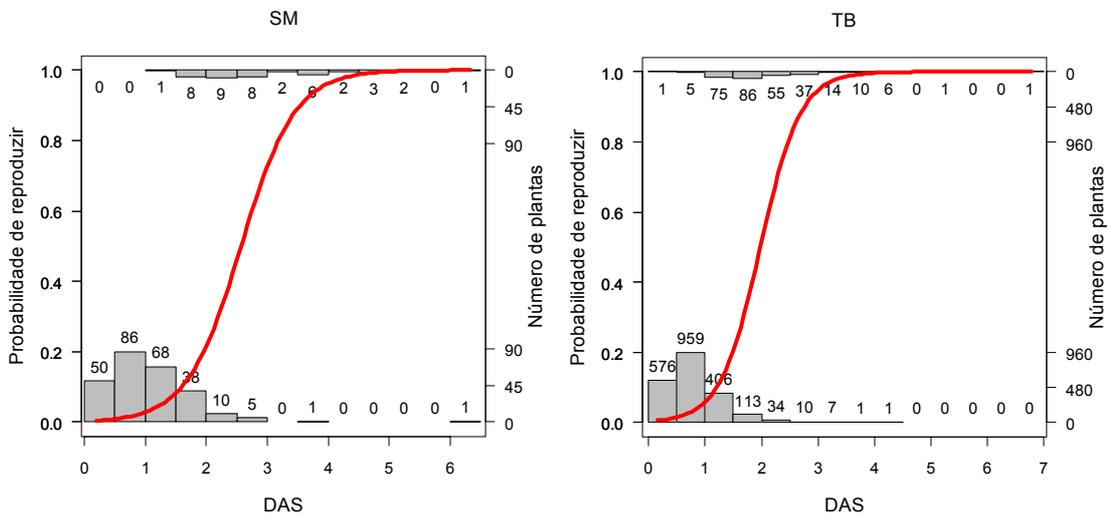


Figura 3. Probabilidade de reprodução dos indivíduos de *Psychotria nuda* como função do diâmetro para duas altitudes, Sub-Montana (SM) e Terras Baixas (TB) no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo. As barras indicam o número de indivíduos por classe de diâmetro. A linha sólida indica a curva do modelo da regressão logística.

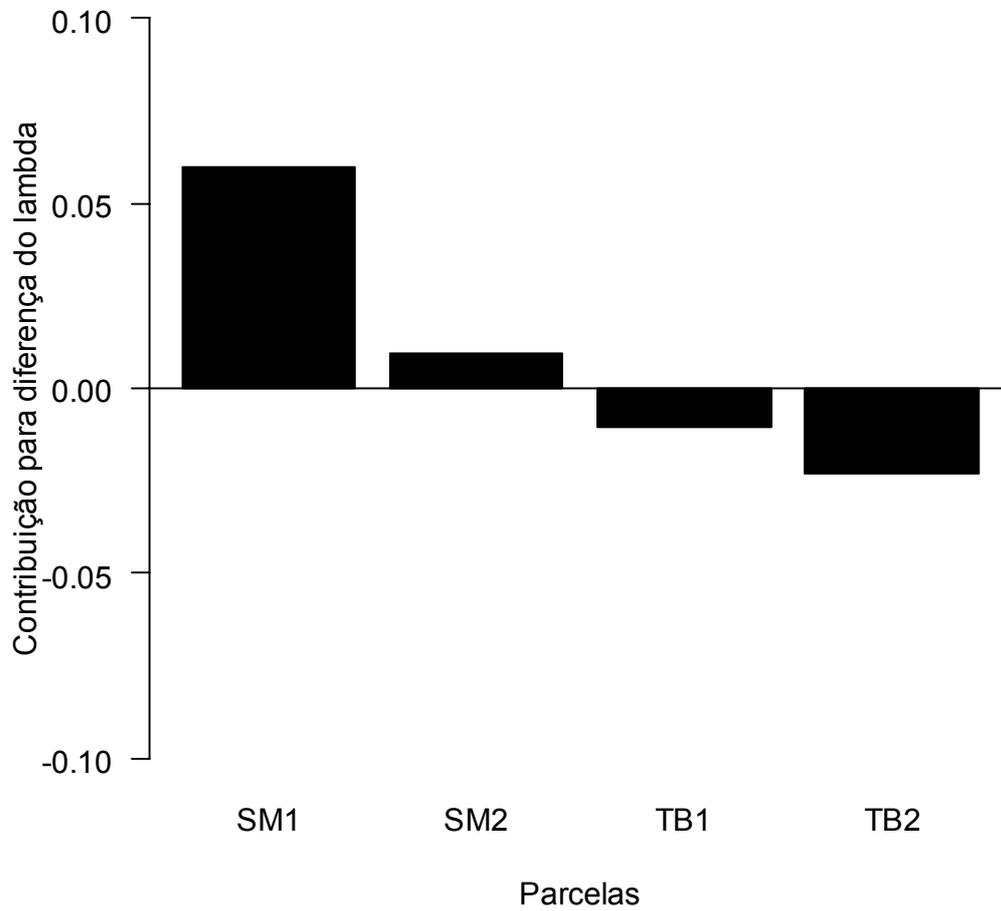


Figura 4. Somatório da contribuição para a diferença do lambda assintótico para duas populações de *Psychotria nuda* duas na Sub-Montana (SM) e duas nas Terras Baixas (TB), Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo.

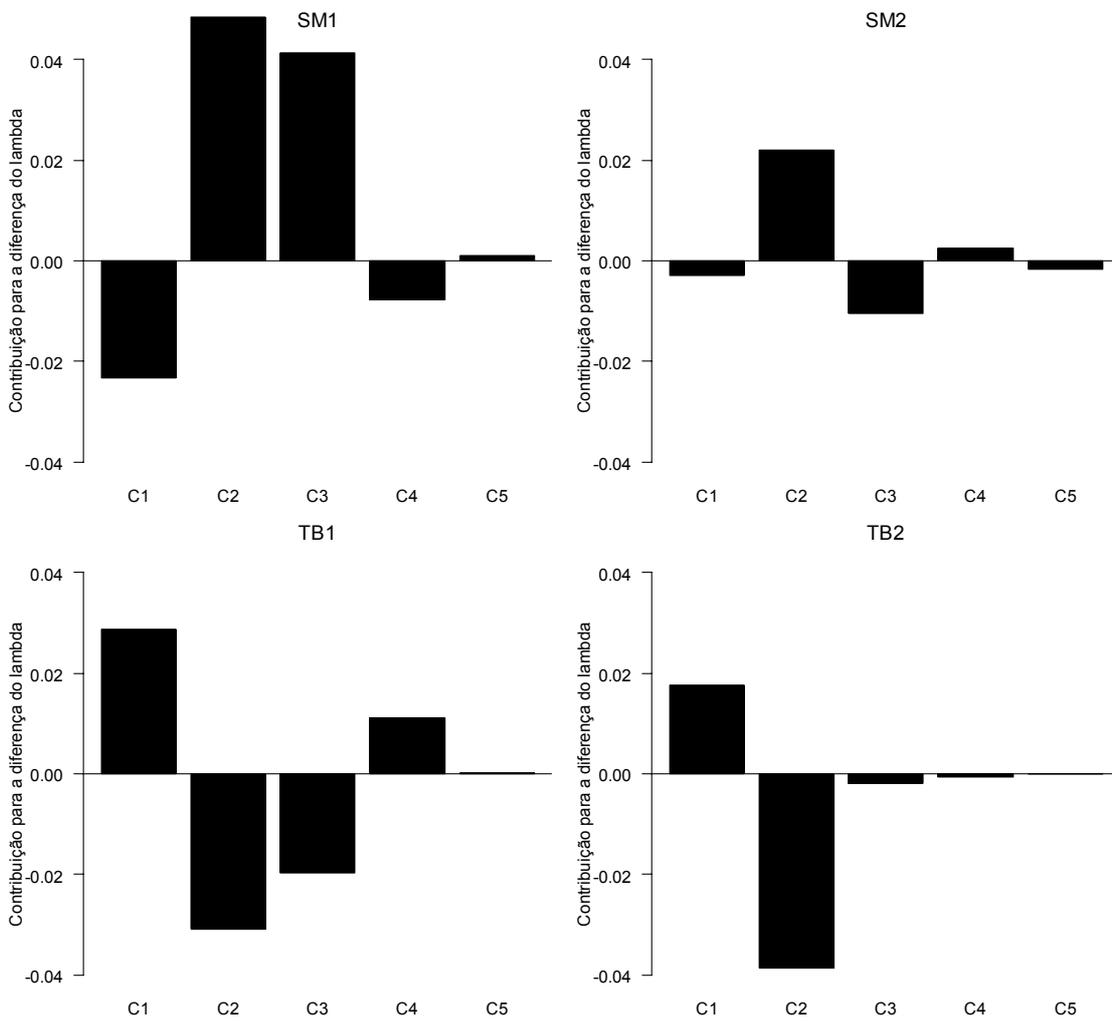


Figura 5. Somatório da contribuição para a diferença do lambda assintótico por estágio das populações de *Psychotria nuda* para cada parcela da Sub-Montana (SM1 e SM2) e Terras Baixas (TB1 e TB2), Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo. As classes de diâmetro são: C1 ($DAS \leq 0,5\text{cm}$), C2 ($0,5\text{cm} < DAS \leq 1,0\text{cm}$), C3 ($1,0\text{cm} < DAS \leq 1,5\text{cm}$); C4 ($1,5\text{cm} < DAS \leq 2,0\text{cm}$) e C5 ($DAS > 2,0\text{cm}$).

Considerações Finais

Alguns parâmetros populacionais estudados variaram mais fortemente em relação à altitude que outros. A variação da densidade foi evidente, destacando a preferência de *Psychotria nuda* a habitats de altitudes menores, padrão observado em outras espécies do mesmo gênero.

Características relacionadas a reprodução também tiveram variação altitudinal, tanto considerando reprodução sexuada quanto por propagação vegetativa. É possível que essas diferenças tenham influenciado os padrões locais de distribuição. A preferência local foi menos evidente, uma vez que a agregação não foi encontrada na maioria das parcelas estudadas.

Embora no contexto avaliado alguns parâmetros populacionais tenham diferido considerando a altitude, não foram encontradas diferenças importantes em aspectos gerais da dinâmica populacional. As taxas de mortalidade, incremento populacional e recrutamento não variaram espacialmente ou temporalmente. Houve alta taxa de entrada por propagação vegetativa, favorecida pela perturbação, entretanto a dinâmica populacional ainda se manteve lenta em ambas as altitudes. É provável que estes indivíduos recrutados, principalmente incluídos em classes de diâmetro menores, tenham limitações semelhantes a plântulas originadas por reprodução sexuada, e com isso tenha ocorrido também uma alta mortalidade destes indivíduos, além da lenta taxa de crescimento.

As duas populações mantiveram a estabilidade, com a taxa de crescimento populacional igual a um. No entanto, os dados revelaram que as duas populações adotaram estratégias diferentes para chegar a uma resultante final semelhante. Na altitude maior os indivíduos foram maiores em diâmetro e área da copa. Vale destacar que o tamanho esteve relacionado com a probabilidade de reprodução. Nesta altitude apenas indivíduos muito grandes foram reprodutivos, contribuindo com entrada de

indivíduos. A reprodução teve início mais tarde nas populações localizadas nesta altitude.

Na altitude menor os indivíduos foram menores em diâmetro e área da copa. A reprodução teve início mais cedo, uma vez que indivíduos menores foram registrados como reprodutivos. Adicionalmente, nessa altitude também foram registradas a maior proporção de recrutamento por propagação vegetativa e indivíduos pertencentes a forma de crescimento prostrada. Ou seja, utilizaram outra maneira de promover a entrada de indivíduos e ocupação do espaço.

Essa diferença da espécie nas duas altitudes quanto a estratégia adotada para desenvolvimento mostra que essa espécie apresenta uma plasticidade de resposta frente à variação ambiental.